

# **BULLETIN** **du MUSÉUM NATIONAL** **d'HISTOIRE NATURELLE**

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

**SECTION C**

**sciences de la terre**

**paléontologie**

**géologie**

**minéralogie**

**4<sup>e</sup> SERIE T. 7 1985 N° 4**

*Octobre-Décembre 1985*

BULLETIN  
du  
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. BRYGOO

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeurs : Pr L. LECLAIRE, Laboratoire de Géologie.

Rédaction : P. DUPÉRIER.

Comité scientifique : J. AUBOUIN (Paris), R. G. C. BATHURST (Liverpool), W. H. BERGER (La Jolla), Y. COPPENS (Paris), B. COX (Londres), D. S. CRO-  
NAN (Londres), J. FABRIÈS (Paris), H. DE LUMLEY (Paris), W. R. RIEDEL  
(La Jolla).

Comité de Lecture : J. P. CAULET, J. C. FISCHER, L. GINSBURG, L. LECLAIRE,  
E. A. PFERSEIL.

Les Membres du Comité scientifique sont membres de droit du Comité  
de Lecture qui désigne les rapporteurs dont un au moins est extérieur au Muséum.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La 1<sup>re</sup> série (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La 2<sup>e</sup> série (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La 3<sup>e</sup> série (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (n<sup>os</sup> 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, n<sup>os</sup> 1 à 356 ; Sciences de la Terre, n<sup>os</sup> 1 à 70 ; Botanique, n<sup>os</sup> 1 à 35 ; Écologie générale, n<sup>os</sup> 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, n<sup>os</sup> 1 à 19.

La 4<sup>e</sup> série débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

- pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60.
- pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
- pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 45-87-19-17.

Abonnements pour l'année 1985 (Prix h.t.)

ABONNEMENT GÉNÉRAL : 1260 F.

SECTION A : Zoologie, biologie et écologie animales : 780 F.

SECTION B : Botanique, *Adansonia* : 360 F.

SECTION C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 250 F.

# SOMMAIRE — CONTENTS

- S. GUÉRIN-FRANIATTE et R. MEYER. — Données paléoécologiques fournies par les Esthéries : observations au Trias, dans la Lettenkohle des Vosges..... 247  
*Paleoecological significance of the Estheriae : observations during the Triassic, in the Lettenkohle of the Vosges mountains.*
- D. MERLE. — Les communautés fossiles en tant qu'indicateurs paléobiologiques de milieux : exemples pris sur le Cuisien de Gan (Pyrénées-Atlantiques) et l'Égérien de Hongrie..... 257  
*Fossil communities as paleoenvironment indicators : samples from the Cuisian of Gan and the Hungarian Egerian.*
- M. GAYET et V. BARBIN. — Cephalacanthidae fossile du Priabonien des environs de Priabona (Italie)..... 263  
*Fossil Cephalacanthidae from the Priabonian of Priabona surroundings (Italia).*
- L. GINSBURG, J. HUIN et J.-P. LOCHER. — Les Artiodactyles sélénodontes du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire)..... 285  
*The selenodont Artiodactyla from the lower Miocene of Les Beilleaux at Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire).*
- C. MATHIS. — Contribution à la connaissance des Mammifères de Robiac (Éocène supérieur) : Creodonta et Carnivora..... 305  
*Contribution to the knowledge of the Mammals of Robiac (Upper Eocene) : Creodonta and Carnivora.*



## **Données paléoécologiques fournies par les Esthéries : observations au Trias, dans la Lettenkohle des Vosges<sup>1</sup>**

par Simone GUÉRIN-FRANIATTE et Robert MEYER

**Résumé.** — Les Esthéries (Crustacés conchostracés) sont des fossiles caractéristiques du Trias des Vosges, mais elles n'apparaissent, en fait, que dans un certain nombre de niveaux bien définis. Un de ces paléobiotopes à Esthéries, la Lettenkohle moyenne de Rambervillers, est examiné ici. Avec l'aide de données sédimentologiques et géochimiques, on peut préciser les conditions de milieu qu'implique la présence d'Esthéries, et les facteurs limitant leur développement. Dans la Lettenkohle, les Esthéries sont inféodées à des eaux calmes, peu salées, de pH alcalin, à taux de sédimentation élevé.

**Abstract.** — The Estheriae (conchostraca Crustacea) are typical fossils of the Vosgian Triassic, but they occur in reality in some clearly defined beds. Here is examined one of these Estherian paleobiotops, the Middle Lettenkohle of Rambervillers. With help of sedimentologic and geochemical contributions we can state the conditions of the environment that implies the occurrence of Estheriae and the factors restricting their development. In the Lettenkohle, the Estheriae are inhabitants of quiet, not very salt and alkaline water which has a high sedimentary rate.

S. GUÉRIN-FRANIATTE et R. MEYER, *Laboratoire de Géologie des Ensembles sédimentaires, Université de Nancy I, B.P. 239, 54506 Vandœuvre-lès-Nancy cedex (France).*

---

### **INTRODUCTION : ÉCOLOGIE DES ESTHÉRIES ACTUELLES**

Les Esthéries sont de petits Crustacés conchostracés mesurant généralement moins de 1 cm, et dont le corps disparaît complètement dans une mince carapace chitineuse translucide, formée de deux valves latérales. Elles sont connues depuis le Dévonien et jusqu'à nos jours.

Les Esthéries actuelles vivent habituellement dans les mares et les petites étendues d'eau douce, permanentes ou temporaires. On les trouve dans la vase du fond ou nageant dans le milieu, se nourrissant de proies microscopiques. Leur durée de vie est en moyenne de un à deux mois. Les Esthéries femelles pondent des œufs d'où sort une larve déjà segmentée si les conditions de milieu sont favorables. Dans le cas contraire, ceux-ci restent collés à la

1. Communication présentée aux Journées de la RCP 641 sur les indicateurs paléobiologiques de milieux (Institut de Paléontologie du Muséum, 26 et 27 mars 1984).

paroi interne de la coquille et peuvent résister à une longue dessiccation et à un transport par le vent.

Les Esthéries sont connues à toutes altitudes et sous tous les climats. Elles sont de plus grande taille dans les pays chauds, la température accélérant les mues. Les valves ne tombent pas, mais s'accroissent progressivement par une série de lignes concentriques. L'habitat normal est l'eau douce. Mais quelques espèces sont connues à la fois en eau douce et en eau saumâtre (formes euryhalines). On n'en connaît pas en milieu franchement marin.

Chez les Esthéries fossiles ce sont généralement les valves ou l'empreinte des valves que l'on retrouve conservées dans le sédiment. Dans quelques cas rares, ont été également fossilisés des restes du corps : tête, appendices, traces d'intestin, œufs.

## 1. DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE DES ESTHÉRIES DANS LE TRIAS DES VOSGES

### CARACTÉRISATION DE LEURS BIOTOPES

Les Esthéries sont des fossiles caractéristiques du Trias des Vosges, mais elles n'apparaissent, en fait, que dans un petit nombre de niveaux, bien précis.

Ainsi au Buntsandstein, on les connaît seulement dans les niveaux argileux du Grès vosgien supérieur (GALL, 1972), dans ceux des Couches intermédiaires supérieures (PERRIAUX, 1961) et dans les lentilles argileuses du Grès à *Voltzia* (GRAUVOGEL, 1947 ; GALL, 1971).

Elles réapparaissent plus tard, dans les argiles de la Lettenkohle moyenne (GUÉRIN-FRANCIATTE, MEYER et THOMAS, 1975).

Puis au Keuper, on les trouve au-dessus de la formation salifère, dans les marnes à anhydrite communément nommées « Couches à Esthéries » (MARCHAL, 1973). Elles sont encore présentes, et toujours de façon discontinue, dans les argiles bariolées intermédiaires surmontant le Grès à roseaux, puis dans les argiles de Chanville, et enfin dans les argiles bariolées du sommet de la formation (MAUBEUGE, 1955).

Enfin au Rhétien, on les a signalées dans les argiles de Levallois (BATTAREL et GUÉRIN-FRANCIATTE, 1971).

Dans chacun de ces paléobiotopes apparaissant par intermittences au sein de près de 1000 m de sédiments triasiques, il a donc régné, sporadiquement, un certain nombre de conditions physico-chimiques compatibles avec la vie des Esthéries.

### REMARQUES

a — Ces paléobiotopes à Esthéries sont toujours représentés par des faciès fins, argileux. On n'a pas signalé d'Esthéries dans les formations typiquement gréseuses, ni dans les calcaires, ni les dolomies, ni dans les niveaux salins.

b — Seules les argiles déposées en milieu continental (Buntsandstein) ou lagunaire (Lettenkohle, Keuper, Rhétien supérieur) peuvent contenir des Esthéries. Il n'y en a pas dans les niveaux argileux marins du Buntsandstein supérieur ou du Muschelkalk.

c — Il existe d'autres facteurs limitant le développement des Esthéries puisque, au sein d'une même formation, seuls quelques niveaux bien précis sont fossilifères.

L'examen détaillé d'un de ces paléobiotopes dans la Lettenkohle moyenne de Rambervillers fournit un certain nombre d'indications complémentaires sur les conditions de milieu qu'implique la présence d'Esthéries.

## II. LA LETTENKOHLE MOYENNE DE RAMBERVILLERS (VOSGES) :

### INTERPRÉTATION PALÉOÉCOLOGIQUE

La Lettenkohle a, dans la région étudiée, une puissance de 20 à 25 m et présente, dans sa partie moyenne, un niveau argileux et silteux (t6b) épais d'environ 8 m, intercalé entre deux formations dolomitiques (t6a et t6c). Les Esthéries, *Euestheria minuta* (von Zieten) et *Euestheria laxitexta* (Jones), ont été recueillies à la base de la Lettenkohle moyenne (pl. I). C'est pratiquement la seule faune observée dans ces niveaux.

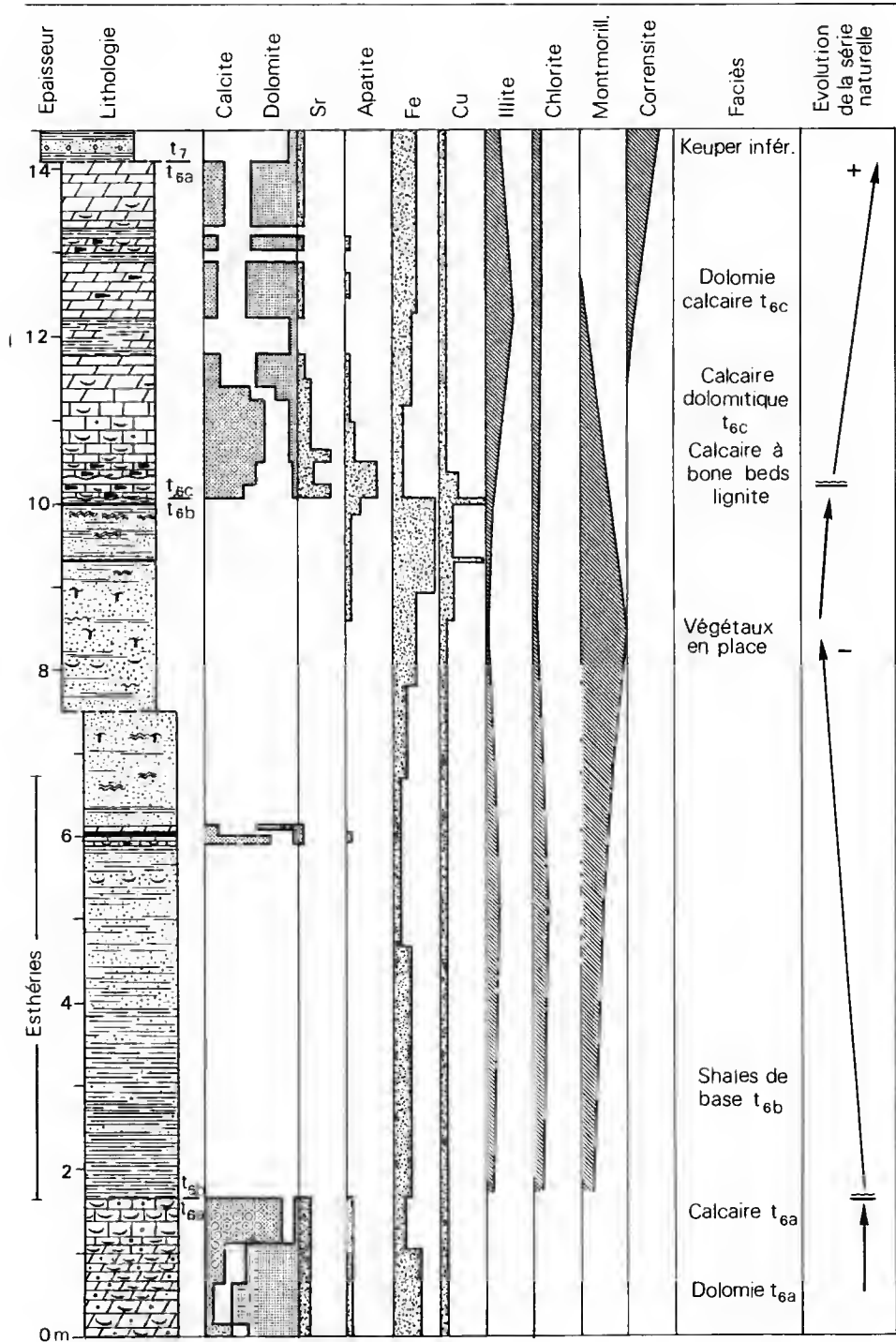
#### 1. La série lithologique, son évolution verticale (fig. 1)

##### a — Les niveaux à Esthéries (5 m)

Ce sont des shales microstratifiés se délitant facilement et comprenant alternativement des passées grises silteuses (avec quartz détritique mesurant 20 à 40  $\mu$ ) et des passées vertes plus importantes à granulométrie beaucoup plus fine (pélites avec quartz détritique mesurant moins de 10  $\mu$ ). Ces deux termes contiennent de petites ponctuations noires qui sont des microrestes de végétaux charbonneux. Dans la partie supérieure se trouve intercalé un petit niveau de calcaire coquillier (Lamellibranches) suivi quelques décimètres plus haut d'un petit banc dolomitique.

##### b — Les niveaux sans Esthéries, ou niveaux à plantes (3 m)

Les lits pélitiques verts qui dominent au bas de la coupe disparaissent peu à peu au profit des lits silteux. On voit apparaître des restes de végétaux importants (plusieurs centimètres de longueur) reposant à plat dans la stratification. Puis rapidement ce sont des restes de végétaux en place, disposés plus ou moins perpendiculairement aux feuillets de stratification (diamètre de quelques millimètres à 1 cm), avec parfois structure végétale visible. On a noté la présence de Lamellibranches (*Myophoria*) et de quelques Lingules (Brachiopodes). Au sommet on trouve deux niveaux ligniteux épais de 1 à 2 cm, au sein de shales grossiers, très perturbés.





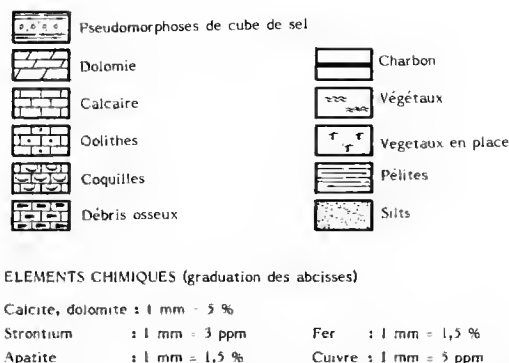


FIG. 1. — Coupe de la Lettenkohle à Sercœur, près de Rambervillers (Vosges) ;  $x = 911,75$  ;  $y = 70,62$  (MEYER, 1973).

Les deux décalages dans le log correspondent aux discontinuités observées sur le terrain. En parallèle à la coupe lithologique ont été portés les résultats d'analyses chimiques et la composition des minéraux argileux.

## 2. Interprétation

a — Le granuloclassement négatif des éléments détritiques (du plus fin au plus grossier) indique un rapprochement des rives avec diminution de la profondeur d'eau. Il y a présence de plantes au maximum de la régression. Quelques indices pédologiques anciens indiqueraient même la possibilité d'une émergence (MEYER, 1973).

L'arrivée d'un détritique un peu plus grossier, la diminution de la tranche d'eau et corrélativement l'installation d'une végétation palustre, avec les fermentations que cela suppose, semblent donc avoir été des facteurs limitant le développement des Esthéries dans la partie supérieure de la formation argileuse.

b — Géochimiquement (MEYER, *ibid.*), toute la Lettenkohle moyenne est caractérisée par l'absence de carbonates (à l'exception des deux petits niveaux signalés). En ce qui concerne les minéraux argileux, la montmorillonite domine nettement l'illite et la chlorite dans la seconde moitié de la coupe.

Cette évolution indique un milieu d'accumulation mal drainé. Ces sédiments argileux riches en minéraux micacés ont un pH alcalin (7-9).

L'augmentation du fer, en haut de la séquence, est également un indice de continentalité. L'apatite est lié à la présence de matières organiques. On observe la concentration du cuivre dans les niveaux ligniteux.

Mais la donnée la plus importante fournie par la géochimie est l'analyse des éléments traces, ici le strontium. Il est présent dans tous les niveaux carbonatés marins : Lettenkohle inférieure, Lettenkohle supérieure, et également dans les deux petits niveaux calcaire-dolomitiques signalés dans la Lettenkohle moyenne. Par contre, il manque dans les shales de base à Esthéries, et dans les niveaux à plantes sans Esthéries.

GALL (1971) a montré qu'il peut être considéré comme un bon indicateur de paléosalinité, comme le bore et le lithium.

Toute cette Lettenkohle moyenne correspond donc à un milieu moins salé que la mer et, dans le cas présent, le facteur salinité n'a pas joué pour empêcher le développement des Esthéries dans la partie supérieure de la coupe.

c — Si on considère le facteur énergie hydrodynamique du milieu de dépôt (défini en utilisant les indices de PLUMLEY *et al.*, 1962), on voit apparaître une différence nette entre les niveaux du bas de la coupe et ceux de la partie supérieure.

Les shales à Esthéries correspondent à un milieu calme, en dessous de la limite d'action des vagues et des courants (indice d'énergie I).

Les niveaux à plantes correspondent à un milieu sous faible profondeur d'eau, agité par intermittences (indice d'énergie II) (MEYER *ibid.*, p. 95).

Ce facteur de la turbulence du milieu semble avoir été l'un des principaux facteurs limitant le développement des Esthéries.

En effet, dans un autre affleurement situé à 30 km plus à l'ouest, à Dompaire, près de Mirecourt, les Esthéries montent plus haut, jusqu'au sommet de la Lettenkohle moyenne. Or là, il apparaît que le caractère régressif est moins accusé, et que les faciès calmes, à basse énergie se prolongent durant toute la Lettenkohle moyenne.

A noter que le facteur « calme » ne signifie pas sans variations hydrodynamiques. On a signalé le fin litage de la roche se débitant en feuillets d'environ 1 cm, avec en bas de cette séquence fondamentale une partie plus grossière (silt) apportée en traction par les courants, et au-dessus, sans transition, une partie plus fine (pélites) déposée par décantation.

Ce milieu est donc le siège d'apports intermittents correspondant sans doute aux crues saisonnières, d'où résulte une alternance de faible agitation (Esthéries groupées en petits amas dans les passées grossières) et de calme (Esthéries dispersées dans les pélites). Ainsi, corrélativement à ce léger brassage, il y a eu possibilité d'apports en oxygène et en éléments nutritifs.

Par contre, dans un niveau d'argile plastique compacte, dépourvu de litage, intercalé dans la Lettenkohle moyenne de Dompaire (épaisseur 1,50 m), les Esthéries sont absentes.

## CONCLUSIONS

L'examen des données sédimentologiques et géochimiques recueillies dans la Lettenkohle moyenne de Rambervillers montre qu'il y a une relation entre la présence (ou l'absence) d'Esthéries et le paléomilieu.

a — La présence d'Esthéries est ici liée à l'existence d'un milieu moins salé que la mer, alcalin, calme mais non exempt de variations hydrodynamiques, dans lequel des sédiments fins s'accumulent par décantation. Sur ce fond meuble, les fragiles coquilles chitineuses se trouvent rapidement enfouies, sans transport (paléobiocénose). Cela implique un taux de sédimentation assez élevé. On a vu que, d'autre part, la tranche d'eau doit être suffisante.

Il semble en effet qu'une bathymétrie trop faible, la turbulence de l'eau, l'arrivée d'un détritique grossier, soient des facteurs limitant le développement des Esthéries.

b — Les Esthéries sont apparemment plus tolérantes vis-à-vis des facteurs température et salinité de l'eau. GALL (1971, fig. 28, 29, 32) a montré qu'elles persistent un certain temps dans des paléoflaques argileuses en voie d'assèchement (Grès à *Voltzia*). La diminution de la tranche d'eau a entraîné une élévation de sa température, qu'elles ont tolérée. (On sait que certaines Esthéries actuelles acceptent une eau à 39 °C.) Et corrélativement,

dans ces flaques allant en se réduisant, il y a eu concentration du milieu (le bore et le strontium ayant servi d'indicateurs de paléosalinité). Selon REIBLE (1962), les Esthéries triasiques montreraient même un seuil de tolérance au sel supérieur à celui admis par les formes actuelles. Mais en milieu salin, elles seraient de plus petite taille, plus nombreuses en individus, et moins nombreuses en espèces.

Cette euryhalinité des Esthéries n'est pas évidente dans les paléobiotopes de la Lettenkohle des Vosges, qui correspondent à un régime lagunaire demeurant longtemps dessalé grâce à un apport suffisant d'eaux continentales (climat humide).

On a couramment considéré que les Esthéries « ne sont pas de très bons indicateurs de la nature du milieu de dépôt puisqu'elles peuvent vivre aussi bien en milieu salin qu'en eau douce » (PERRIAUX *ibid.*, p. 87). En réalité, le seuil de leur tolérance au sel reste à préciser chez les formes fossiles. Dans la Lettenkohle des Vosges, c'est uniquement dans des eaux peu salées que prospèrent les Esthéries.

Nous avons vu que les Esthéries fournissent un certain nombre d'autres indications précises concernant l'environnement sédimentaire, la nature du détritique et du substrat, l'agitation de l'eau, son pH et la bathymétrie. Dans la Lettenkohle des Vosges, les Esthéries sont inféodées à des eaux calmes, mais soumises à un très léger brassage susceptible d'apporter oxygène et éléments nutritifs. Le milieu est alcalin (pH 7-9) et a une profondeur suffisante. Il reçoit par décantation un détritique fin et abondant, d'où un taux de sédimentation élevé.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BATTAREL, J. M., et S. GUÉRIN-FRANLATTE, 1971. — Présence d'Esthéries dans les Marnes de Levallois (Rhétien supérieur) des environs de Mirecourt (Vosges). *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, (7), 13 : 163-168.
- GALL, J. C., 1971. — Faunes et paysages du Grès à *Voltzia* du Nord des Vosges. Essai paléoécologique sur le Buntsandstein supérieur. *Mém. Serv. Carte géol. Als.-Lorr.*, Strasbourg, 34 : 318 p.
- 1972. — Permanence du régime de chenaux et de flaques dans les Vosges du Nord pendant toute la durée du Buntsandstein. *Sci. Géol. Bull.*, Strasbourg, 25 (4) : 307-321.
- GRAUVOGEL, L., 1947. — Note préliminaire sur la faune du Grès à *Voltzia*. *C.r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, Paris : 90-92.
- GUÉRIN-FRANLATTE, S., R. MEYER et J. F. THOMAS, 1975. — Observations sur les Esthéries de la Lettenkohle (Passage Muschelkalk-Keuper) dans les Vosges moyennes. *Geobios*, Lyon, 8 (3) : 213-216.
- MARCHAL, C., 1983. — Le gîte salifère keupérien de Lorraine-Champagne et les formations associées. Étude géométrique. Implications génétiques. *Sciences Terre*, Nancy, Mém. 44 : 139 p.
- MAUBEUGE, P. L., 1955. — Observations géologiques dans l'Est du Bassin de Paris. 2 vol., Nancy, 1082 p.
- MEYER, R., 1973. — La carte géologique au 1/50 000 de Rambervillers (Vosges). Présentation générale et commentaires sédimentologiques. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Nancy, 150 p.
- PERRIAUX, J., 1961. — Contribution à la géologie des Vosges gréseuses. *Mém. Serv. géol. Als.-Lorr.*, Strasbourg, 18 : 236 p.

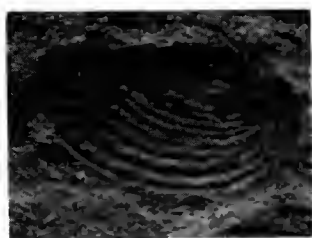
- PLUMLEY, W. J., G. A. RISLEY, R. W. GRAVES et M. E. KALEY, 1962. — Energy index for limestone interpretation and classification : 85-107. *In* : Memoir IAAPG, classification of Carbonate Rocks, Tulsa, 279 p.
- REIBLE, P., 1962. — Die Conchostraken (Branchiopoda, Crustacea) der germanischen Trias. *Neues Jb. Geol. Paläont.*, Stuttgart, **114** (2) : 169-244.

---

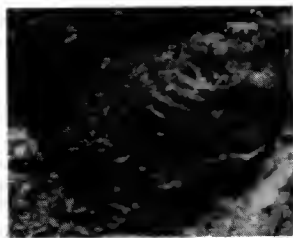
PLANCHE I

Esthéries de la Lettenkohle, Trias des Vosges.

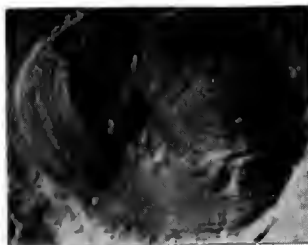
1. *Euestheria minuta* (von Zieten) : valve droite,  $\times 11,7$  ; forme allongée, Rambervillers.
2. *Euestheria minuta* (von Zieten) : valve droite,  $\times 18$  ; individu jeune, Dompain.
3. *Euestheria minuta* (von Zieten) : valve droite,  $\times 10,8$  ; forme ronde, Dompain.
4. *Euestheria laxitexta* (Jones) : valve droite,  $\times 10,8$  ; forme légèrement allongée, Rambervillers.
5. *Euestheria laxitexta* (Jones) : valve gauche,  $\times 10,8$  ; forme ronde, Rambervillers.
6. *Euestheria minuta* (von Zieten) : valves gauches,  $\times 13,5$  ; côte à côte individu de forme ronde (en haut) et individu de forme allongée (en bas), Rambervillers.
7. *Euestheria laxitexta* (Jones) : valve droite,  $\times 11,7$  ; forme très allongée, Rambervillers.
8. *Euestheria minuta* (von Zieten) : valve droite,  $\times 13,5$  ; forme allongée, individu montrant sur le bord ventral une zone de stries serrées, Dompain.
9. Shales de la Lettenkohle moyenne avec plage couverte de carapaces d'Esthéries,  $\times 9$  ; Rambervillers.
10. *Euestheria laxitexta* (Jones) : valve gauche,  $\times 13,5$  ; forme allongée, Dompain.



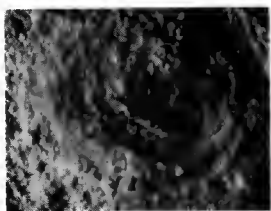
1



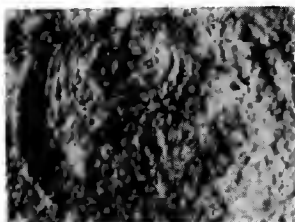
2



3



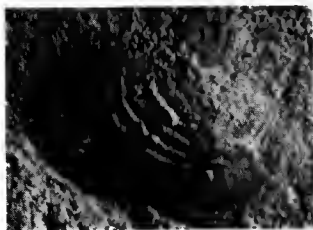
4



5



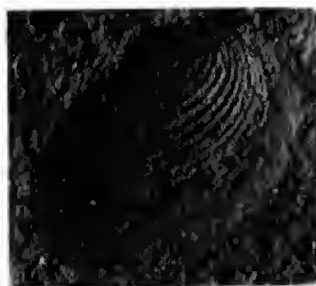
6



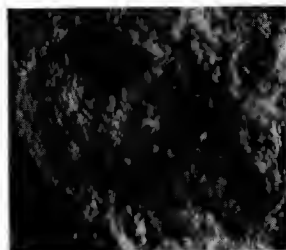
7



9



8



10

*PLANCHE I*



## Les communautés fossiles en tant qu'indicateurs paléobiologiques de milieux : exemples pris sur le Cuisien de Gan (Pyrénées-Atlantiques) et l'Égérien de Hongrie<sup>1</sup>

par Didier MERLE

**Résumé.** — L'étude paléoécologique du gisement cuisien de Gan, qui se situe dans le contexte d'une vasière fossile, a permis la définition de trois paléocommunautés : 1) communauté à *Nummulites*, *Sigmesalia duvali* et *Hemiconus rouaulti* passant à la sous-communauté à *Nummulites*, *S. duvali* et *Theridium* (s.l.) *pratti* ; 2) communauté à *Varicorbula archiaci* et *Conomitra hordeola* ; 3) communauté à *Lunulites punctatus* et *Serpula subgranulosa*. Leur installation s'effectue parallèlement aux différentes modifications sédimentaires (microfaciès) et correspond aux changements successifs du paléoenvironnement dans la vasière. Ces changements, qui touchent principalement la granulométrie et le rythme de sédimentation, ont directement joué sur la nature du substrat. Comparées à la communauté à *Hinia* et *Cadulus* de l'Oligocène supérieur de Hongrie (Egérien) qu'a définie T. BALDI (1973), les communautés du Cuisien de Gan présentent de nombreuses analogies fauniques et se retrouvent dans le même cadre sédimentaire. Leur analyse comparative montre qu'elles ont toutes vécu à une profondeur voisine de 100 m sur un substrat vaseux pauvre en végétaux où l'hydrodynamisme était bas.

**Abstract.** — Palaeoecological study of Gan stratum (Lower Eocene, Cuisian) permit to distinguish three communities of muddy bottom : 1) *Nummulites*, *Sigmesalia duvali* and *Hemiconus rouaulti* passing to *Theridium* (s.l.) *pratti* subcommunity ; 2) *Varicorbula archiaci* and *Conomitra hordeola* ; 3) *Lunulites punctatus* and *Serpula subgranulosa*. This succession of paleocommunities is controlled mainly by sedimentary modifications (change of granulometry and rhythm of sedimentation). Gan communities exhibit a numerous faunistic affinities with *Hinia* and *Cadulus* community of Hungarian Upper Oligocene (Egerian) identified by T. BALDI (1973). Comparative analysis shows they both have lived at about 100 m depth on muddy bottom, poor in metaphytes, where hydrodynamism has been low.

D. MERLE, Institut de Paléontologie du Muséum, associé au CNRS (U.A. 12), 8, rue Buffon, F 75005 Paris, et laboratoire de Préhistoire et Paléoécologie du Quaternaire de l'EPHE, 6 Bd Gabriel, F 21000 Dijon.

---

De récentes fouilles dans le gisement de la Tuilerie de Gan ont été entreprises en vue d'une étude paléoécologique (Didier MERLE, travail en voie d'achèvement). Celles-ci ont pu être effectuées sur le front ouest de ce site (coupe ci-dessous). Dans chaque niveau fossilifère, 100 dm<sup>3</sup> de sédiment ont été prélevés afin d'obtenir des comptages de faune. Grâce à ces comptages et à une analyse actualiste de chaque genre reconnu, un essai de définition

1. Communication présentée aux Journées de la RCP 641 sur les indicateurs paléobiologiques de milieux (Institut de Paléontologie du Muséum, 26 et 27 mars 1984).

des communautés fossiles, utilisant la méthode de J. M. PEREZ et J. PICARD (1964), a pu être tenté. Après avoir suivi l'évolution de ces communautés parallèlement au cycle de sédimentation, cet article se propose de les comparer à la communauté à *Hinia* et *Cadulus*, décrite par T. BALDI (1973) dans l'Égérien de Hongrie (Oligocène supérieur).

SITUATION GÉOGRAPHIQUE DU GISEMENT DE GAN : Pyrénées-Atlantiques ; coordonnées Lambert, III zone sud, N 377,86 × 378,17 ; 106,96 × 107,21 ; 200 altitude 225.

POSITION STRATIGRAPHIQUE : Cuisien supérieur.

#### COUPE STRATIGRAPHIQUE DE HAUT EN BAS

Terre végétale.....	0,50 m
Argile gris bleu à cassure esquilleuse.....	5,90 m (niveau 6)
Argile gréseuse beige.....	0,40 m (niveau 5)
Argile silteux gris bleu.....	1,00 m (niveau 4)
Argile gris bleu à cassure conchoïdale.....	1,70 m (niveau 3)
Argile silteuse gris bleu.....	0,60 m (niveau 2)
Argile gris bleu à cassure esquilleuse.....	6,60 m (niveau 1)

CADRE PALÉOGÉOGRAPHIQUE : Voir figure 1.

#### CADRE TAPHONOMIQUE

L'absence de figures sédimentaires et l'extrême rareté des traces d'usure mécanique sur les organismes montrent que la faune n'a pas ou peu subi de transport. En effet, on trouve, outre des gastropodes très fragiles (*Philine*, *Tudicla*), des bivalves et des crustacés en connexion, témoignant d'une fossilisation en milieu calme. Plus rarement, de gros mollusques (*Trachycardium*, *Vicetia*, *Gisortia*) ont pu être reconstitués à partir de fragments non usés et espacés de plusieurs centimètres. Là, il y a tout lieu de reconnaître des traces de prédatons d'organismes malacophages (poissons ou céphalopodes) fournissant une nouvelle preuve d'autochtonie.

Les niveaux silteux et argilo-gréseux renferment cependant *Batillaria*, *Pyrasmus*, *Faunus* et *Vittocliton*, petit cortège de gastropodes cassés et usés, très probablement à la suite d'un transport. Ces derniers sont rarissimes et ont dû s'accumuler en même temps que les silts, qui au milieu de cette sédimentation argileuse représentent la fraction grossière. N. M. STRAKHOV (1958) cite des exemples analogues au large des Bermudes et dans d'autres localités.

#### ÉVOLUTION DES COMMUNAUTÉS PAR RAPPORT À LA SÉDIMENTATION

Dans les niveaux d'argile à cassure esquilleuse (n. 1 et 6), le peuplement n'a pu s'installer pour deux raisons probables : premièrement, une sédimentation trop rapide, nuisible à la



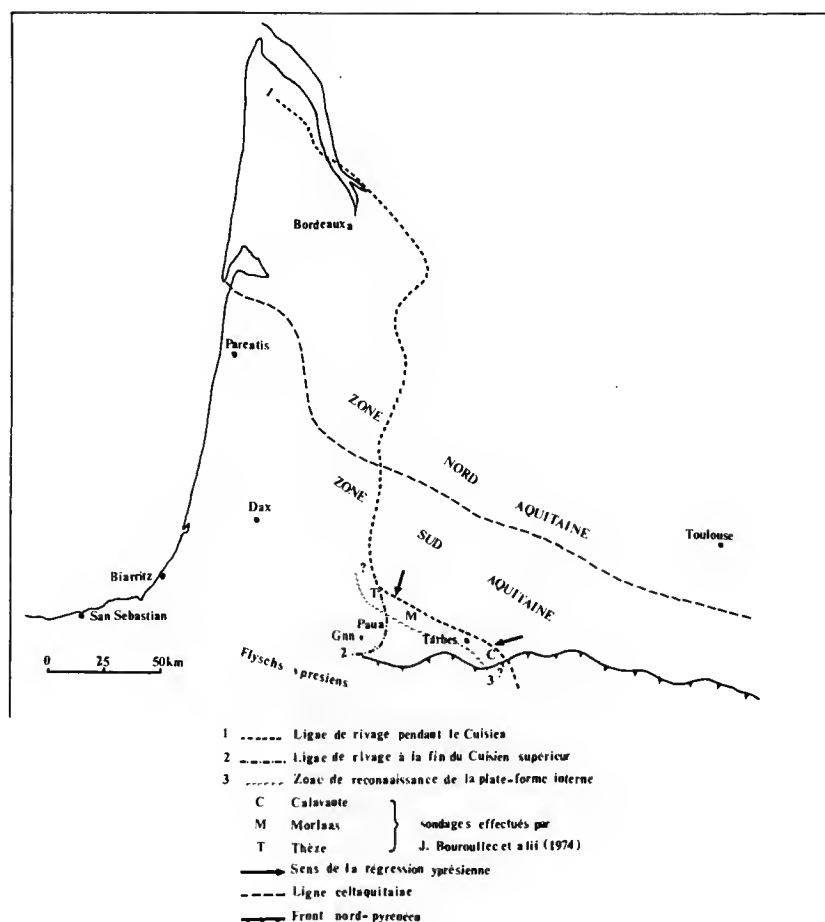


FIG. 1. — Position de la ligne de rivage pendant l'Yprésien (d'après M. KIEKEN, modifié).

vie benthique ; deuxièmement, un taux de particules argileuses suffisamment élevé pour défavoriser la circulation de l'eau interstitielle dans le sédiment ce qui, par voie de conséquence, limite fortement l'endofaune (R. G. BADER, *in* G. PURDY, 1964).

Dans le premier niveau silteux (n. 2) s'installe la communauté à *Nummulites*, *Sigmesalia duvali* (Turritellidae) et *Hemiconus rouaulti* (Conidae). Cette communauté est remarquable par la dominance des carnivores (Naticidae, Opisthobranchs, Turridae, Conidae) et par la rareté des brouteurs qui regroupent surtout des Strombidae, dont le régime alimentaire peut à l'occasion devenir détritivore. Les suspensivores sont principalement représentés par des endobiontes, dont les plus fréquents sont *Sigmesalia duvali* (Turritellidae) et *Varicorbula archiaci* (Corbulidae). Parmi les épibiontes de cette catégorie trophique, se trouve *Conocrinus thorenti*, Crinoïde pédonculé, semblant indiquer un milieu relativement profond (M. ROUX et J. C. PLAZIAT, 1978). La rareté des brouteurs s'accorde avec cette donnée, car, entre 50 et 100 m, la flore disparaît rapidement et ne s'abaisse que dans des cas isolés au-

dessous de l'isobathe de 100 m. La présence de *Conocrinus thorenti* et des genres *Plicatula*, *Dimya*, *Chama*, observés en connexion, met aussi en évidence un petit substrat coquillier nécessaire à la fixation de ces organismes sessiles. Les *Nummulites* et les silts, en rendant le substrat plus compact, ont vraisemblablement dû jouer un rôle important dans la formation de ce substrat coquillier. La vision du paléoenvironnement que donne cette communauté correspond à une vasière fort pauvre en algues, où les silts et les *Nummulites* ont créé des conditions édaphiques favorables à l'installation d'épibiontes sessiles.

La transition au niveau suivant (n. 3) se traduit par la disparition des lits silteux et par l'apparition d'une argile fine à cassure conchoïdale. Dans ce niveau, se trouve la communauté à *Varicorbula archiaci* et *Conomitra hordeola* (Mitridae) où la plupart des épibiontes sont absents et notamment les formes sessiles telles que *Conocrinus*, *Plicatula*, *Dimya* .... On peut remarquer que cette disparition des épibiontes sessiles se fait corrélativement à celle des silts et des *Nummulites*. En revanche, le suspensivore *Varicorbula archiaci* et le carnivore *Conomitra hordeola* dominent largement l'endofaune. La richesse et la diversité décroissent sensiblement du niveau 2 à celui-ci et l'absence la plus remarquable est celle du suspensivore *Sigmesalia duvali* ; *V. archiaci* et *C. hordeola*, nettement plus abondantes que dans l'argile silteuse, se conduisent comme des espèces opportunistes dans cette communauté qui semble tout à fait être une communauté résiduelle de la précédente. L'environnement que l'on peut déduire de la faune du niveau d'argile à cassure conchoïdale correspond maintenant à une vasière dépourvue d'algues où le substrat meuble a dû entraver l'installation d'espèces sessiles. Dans l'étage circalittoral de Méditerranée, J. M. PEREZ et J. PICARD (1964) notent aussi que l'épifaune sessile ou pivotante est pratiquement absente dans la biocénose des vases molles à sédimentation rapide. Un rythme de sédimentation, plus rapide dans ce niveau que dans le niveau 2, n'est donc pas du tout improbable.

Le passage du niveau 3 au niveau 4 est marqué par le retour d'une argile silteuse, donc d'une lithologie analogue à celle du niveau 2. On y voit apparaître la sous-communauté à *Nummulites*, *Sigmesalia duvali* et *Theridium* (s.l.) *pratti*, qui par sa composition est très semblable au peuplement du niveau 2. Ainsi, on assiste une nouvelle fois au développement de *S. duvali* et des épibiontes sessiles, ce qui montre bien le lien entre l'installation de la faune et le type de sédiment. Cette sous-communauté se caractérise cependant par un accroissement numérique du brouteur *Theridium* (s.l.) *pratti* (Cerithiidae), ce qui semble indiquer une couverture algale plus dense que dans le niveau 2.

Le niveau 5 correspond à une argile gréseuse, où s'installe la communauté à *Lunulites punctatus* et *Serpula subgranulosa*. Ces deux épibiontes semblent trouver leur optimum dans ce sédiment argilo-gréseux, alors qu'ils étaient inhibés dans les autres niveaux. Les formes sessiles, telles que *Plicatula*, *Dimya*, *Conocrinus*, ne semblent pas affectées par ce changement lithologique. En revanche, on assiste à la disparition de *Theridium* (s.l.) *pratti*, ce qui indique que, s'il y a eu un développement algal dans le niveau 4, il a été de courte durée. Dans l'endofaune, on n'observe pas de changement notable, mais on remarque l'élimination de *Crassatella* (L.) *ogormani*, au profit d'un autre suspensivore, *Nemocardium* (s.s.) *donceuxi*, qui se comporte comme une espèce sablovasicole.

La faune disparaît subitement au niveau 6, parallèlement au retour de l'argile à cassure esquilleuse.

Cette rapide esquisse de l'évolution du peuplement dans le gisement de la Tuilerie de Gan montre la réponse des communautés à chaque transformation de la vasière.

COMPARAISON AVEC LA COMMUNAUTÉ À *Hinia* ET *Cadulus* DE L'OLIGOCÈNE SUPÉRIEUR DE HONGRIE (ÉGÉRIEN)

Dans l'Eger et dans la vallée du Sajó, situés à quelques kilomètres au nord de Budapest, s'étendent des dépôts d'une considérable épaisseur, que T. BALDI (1973) attribue à un faciès profond de l'Oligocène supérieur. La lithologie correspond à une argile accompagnée de lits silteux, rappelant le gisement de Gan ; T. BALDI (1973) y a défini une communauté à *Hinia* et *Cadulus* qui, par ses éléments, ressemble énormément à celles que nous avons reconnues. Parmi les formes caractéristiques, cet auteur cite : *Hinia* (nécropage n'apparaissant qu'après l'Éocène), *Cadulus*, *Volutilithes* (Volutidae), *Nuculana*, *Yoldia* (Nuculanidae), *Nucula*, *Cylichna*, Ptéropodes et *Schizaster*. Hormis *Hinia* et *Schizaster* (qu'il y a lieu de considérer comme des formes de substitution de *Brissopsis ogormani*), la totalité de ces groupes sont bien représentés à Gan et l'on observe deux genres caractéristiques communs : *Cadulus* et *Nuculana* (communauté à *V. archiaci* et *C. hordeola*).

L'analogie se poursuit par un ensemble de formes accompagnatrices semblables à celles du gisement de Gan. Il s'agit de *Crassatella*, *Athleta*, *Dentalium* et de nombreux Turridae. Cet auteur signale encore *Flabellipecten* (Pectinidae ; à Gan se trouve *Chlamys*), *Tibia* et *Acamptochetus*. Il évoque aussi l'importance des carnivores dans la faune malacologique.

Pour ces niveaux de l'Égérien hongrois, T. BALDI (1973) admet une profondeur supérieure à 120 m, un fond vaseux presque dépourvu d'algues et un hydrodynamisme bas. Pour les niveaux de Gan, nous avons aussi admis : 1) une profondeur relativement importante, en raison de l'abondance de *Conocrinus* et de la rareté des brouteurs ; 2) un fond vaseux presque dépourvu d'algues ; 3) un hydrodynamisme bas, mis en évidence par l'absence de figure sédimentaire et l'excellente conservation de la faune. Ces deux paléoenvironnements devaient donc être très semblables comme l'attestent les isocommunautés qui viennent d'être reconnues.

Dans cette note, l'ensemble du peuplement du gisement de Gan a été considéré. L'analyse de ses communautés a permis une évaluation de la bathymétrie et a traduit leur sensibilité aux variations du substrat, de la flore et de la vitesse de sédimentation. L'existence d'isocommunautés dans le Cuisien de Gan et l'Égérien hongrois montre aussi leur utilité pour reconnaître des milieux anciens.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- COSSMANN, M., et G. O'GORMANN, 1923. — Le gisement cuisien de Gan. Pau, Tortellier imp., 188 p., 3 pl.
- BALDI, T., 1973. — Mollusc fauna of the Hungarian Upper Oligocene (Egerian). Description of the fossil communities, p. 103-136, Akadémiai Kiado, Budapest, 511 p., tab., pl.
- PEREZ, J., et J. M. PICARD, 1964. — Manuel de bionomie benthique de la Méditerranée. *Recl Trav. (Stn. mar.) Endoume*, 31, 47 : 1-137.

- PURDY, E. G., 1964. — Sédiments as substrates. *In* : J. IMBRIE et N. D. NEWELL, Approaches to paleoecology. Wiley ed., New York. 432 p., ill.
- ROUX, M., et J. C. PLAZIAT, 1978. — Inventaire des Crinoïdes et interprétation paléobathymétrique de gisements du Paléogène pyrénéen franco-espagnol. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 7<sup>e</sup> sér., **20** (3) : 299-308, 6 fig.
- STRAKHOV, N. M., 1957. — Méthodes d'études des roches sédimentaires, t. II. *Annls. Bur. Rech. géol. & minières*, Paris, **35** : 1-535, 154 fig., 9 pl.

## Cephalacanthidae fossile du Priabonien des environs de Priabona (Italie)

par Mireille GAYET et Vincent BARBIN

**Résumé.** — Le crâne, une partie de la ceinture scapulaire et deux vertèbres d'un nouveau poisson volant, *Prevolitans faedoensis* nov. gen. nov. sp., ont été trouvés dans le Priabonien (Éocène supérieur) du Rio Faedo en Italie du Nord. Ces restes fossiles démontrent que, dès cette époque, ce genre possédait déjà incontestablement des synapomorphies de la famille des Cephalacanthidae (Dactylopteriiformes) mais que l'adaptation au vol était cependant nettement moins spécialisée que chez les deux genres actuels de la même famille. Macrofaune et microfaune témoignent d'un milieu peu profond de mer relativement chaude.

**Abstract.** — The skull, a part of the scapular belt and two vertebra of a new flying fish, *Prevolitans faedoensis* gen. nov. sp. nov., have been discovered in the Priabonian bed (Upper Eocene) of the Rio Faedo in northern Italy. These fossil remains demonstrate that since this age, this genus already had undeniably some synapomorphies of the Cephalacanthidae (Dactylopteriformes) but its adaptation to flying was more less advanced than in the two living fishes of this family. The macrofauna and the microfauna testify to a relatively warm shallow sea.

M. GAYET, UA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8 rue Buffon, 75005 Paris.

V. BARBIN : UA 319 du CNRS, Laboratoire de Stratigraphie comparée, Département de Géologie sédimentaire, Université P. & M. Curie, 4 place Jussieu, 75230 Paris cedex 05.

---

### SITUATION GÉOGRAPHIQUE ET POSITION STRATIGRAPHIQUE DU GISEMENT (V.B)

Les restes fossiles, objets de l'étude qui suit, ont été découverts par l'un d'entre nous (V.B) au cours d'un travail de recherche sur le stratotype de l'étage priabonien (thèse d'État en cours). Ils proviennent du « Rio Faedo » au sud du village de Priabona (fig. 1), localité éponyme de l'étage priabonien (MUNIER-CHALMAS & DE LAPPARENT, 1893) dans les Lessini (Vicentin, Italie du Nord).

La base de la coupe est constituée d'affleurements discontinus de calcaire à Échinodermes plus ou moins rognoneux. Après une brève lacune d'observation, une masse calcaire (11,5 m) forme un ressaut. C'est dans ce niveau que *Prevolitans faedoensis* nov. gen. nov. sp. a été recueilli. Ces couches sont surmontées d'une lumachelle à Orbitoididae, puis de marnes bleues (fig. 2).

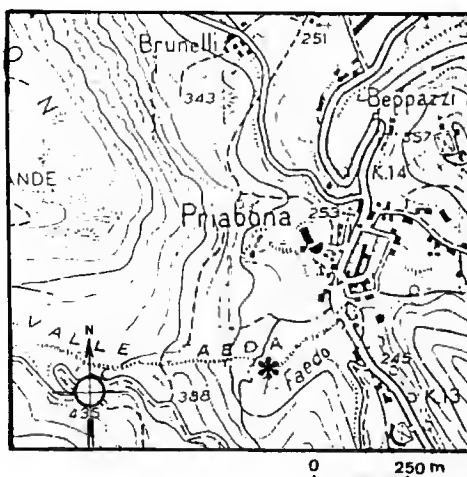
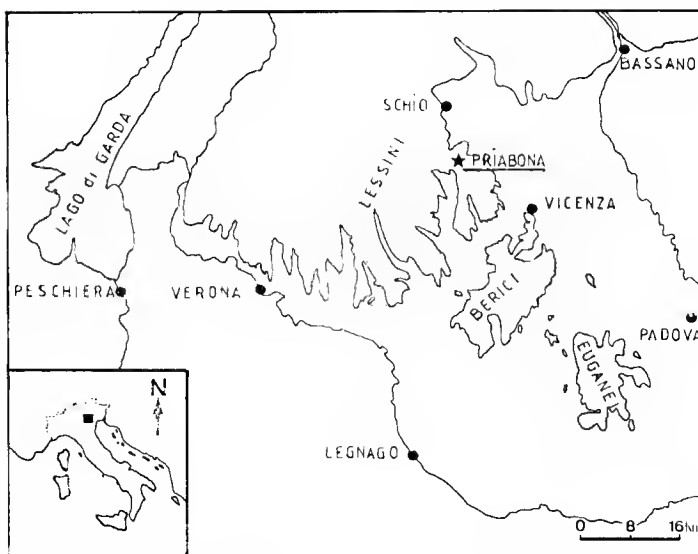


FIG. 1. — Situation géographique du gisement à *Prevolutans faedoensis* nov. gen. nov. sp.

Dans cette coupe la macrofaune est rare ; *Chlamys* cf. *paueri* (Frauscher), *Chlamys solea* (Deshayes) et *Schizaster ambulacrum* (Deshayes) ont été signalées (PICCOLI & MOCELLIN, 1962).

La gangue du fossile présente un microfaciès de type biosparite à Nummulites — Packstone — contenant : *Nummulites incrassatus* de la Harpe, 1883, *Nummulites chavanesi* de la Harpe, 1878, *Nummulites stellatus* Roveda, 1961, *Nummulites fabianii* (Prever, 1905), *Nummulites* sp., *Spiroclypeus granulatus* Boussac, 1906, *Operculina* cf. *alpina* Dou-

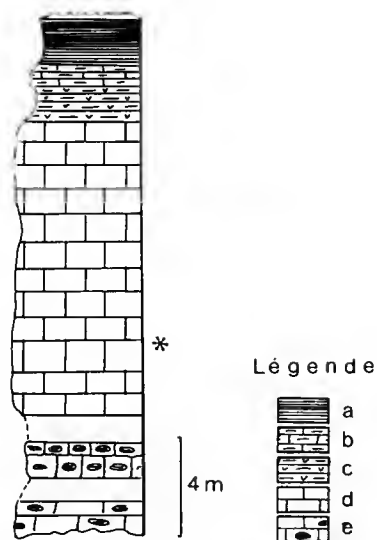


FIG. 2. — Coupe stratigraphique au Rio Faedo ; a, marnes bleues ; b, calcaires marneux ; c, lumachelle ; d, calcaire ; e, calcaire « noduleux ».

villé, 1916, *Asterigerina* sp., *Discocyclina* sp. (fragments) ; *Reussella* sp. ; des Rotaliidae ; des Textulariidae ; des Ceratobuliminidae ; des Miliolidae ; des Lamellibranches (rares) ; des Échinides (radioles et plaques), *Dentalium* sp. et des Rhodophytes (rares).

Une telle association est caractéristique de l'étage priabonien (Éocène supérieur). Ce micro-faciès est corrélable avec celui des couches à *Nummulites fabianii* du stratotype. Il correspond à un milieu proche du littoral dans une mer relativement chaude dont la profondeur ne devait pas excéder une cinquantaine de mètres.

Les poissons marins tertiaires ne sont pas rares dans cette région puisque le célèbre gisement du Monte Bolca (Éocène inférieur = Cuisien) se trouve à une quinzaine de kilomètres plus à l'ouest, et celui de Chiavon, d'âge oligocène, se situe à quelques kilomètres seulement au sud, le long du Rio Faedo (SORBINI, 1980 : 149 et 177). Aucun de ces deux gisements, pourtant excessivement riches, n'ont fourni de Dactyloptériformes. Par ailleurs, d'après PICCOLI & SORBINI (1980 : 143), quelques restes de Sélaciens (*Notidanus primigenius* auraient été trouvés dans la formation type du Priabonien, ce qui est en accord avec un milieu marin.

## ÉTUDE SYSTÉMATIQUE (M.G)

### Super-ordre des ACANTHOPTERYGII

#### Ordre des DACTYLOPTERIFORMES Andrews *et al.*, 1967

#### Famille des CEPHALACANTHIDAE Lacépède, 1801

Cephalacanthes : B. LACÉPÈDE, Histoire naturelle des Poissons, 1802.

Dactipli : C. M. RAFINESQUE, Indice d'Ittiol. Siciliana, 28, 1810.

Dactylopteridae : Th. GILL, *Proc. U. S. natn. Mus.*, 11, 1888.

Cephalacanthidae : Th. MONOD, Clofnam, 1973.

#### Genre **PREVOLITANS** nov.

DIAGNOSE : Cephalacanthidae apparemment sans complexe cervical et dont la ceinture scapulaire n'est pas modifiée.

ESPÈCE-TYPE : *Prevolitans faedoensis* nov. sp. du Priabonien du Rio Faedo (Italie du Nord).

ORIGINE DU NOM : Poisson supposé mal adapté au vol par comparaison à *Cephalacanthus* Lacépède.

#### **Prevolitans faedoensis** nov. sp.

DIAGNOSE : Identique à celle du genre.

HOLOTYPE : Individu n° ITL-1, conservé au Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie, constitué du neurocrâne dorsal (plus la partie supérieure des ceintures scapulaires), d'une partie du neurocrâne ventral, du préopercule, des deux hyomandibulaires, des trois premiers infraorbitaux droits et du troisième gauche, du cleithrum et de deux vertèbres abdominales.

MATÉRIEL : Holotype seul.

HORIZON ET GISEMENT : Priabonien du Rio Faedo (Italie du Nord).

ORIGINE DU NOM : « *faedoensis* » en provenance du Rio Faedo.

## DESCRIPTION ANATOMIQUE

### A — DESCRIPTION DE LA TÊTE

#### Le neurocrâne (pl. I, 1-2 ; pl. II, 1-2)

Si le neurocrâne, en vue dorsale (fig. 3A), rappelle incontestablement par sa configuration générale celui de *Cephalacanthus* (fig. 3C), il apparaît cependant plus trapu que chez ce



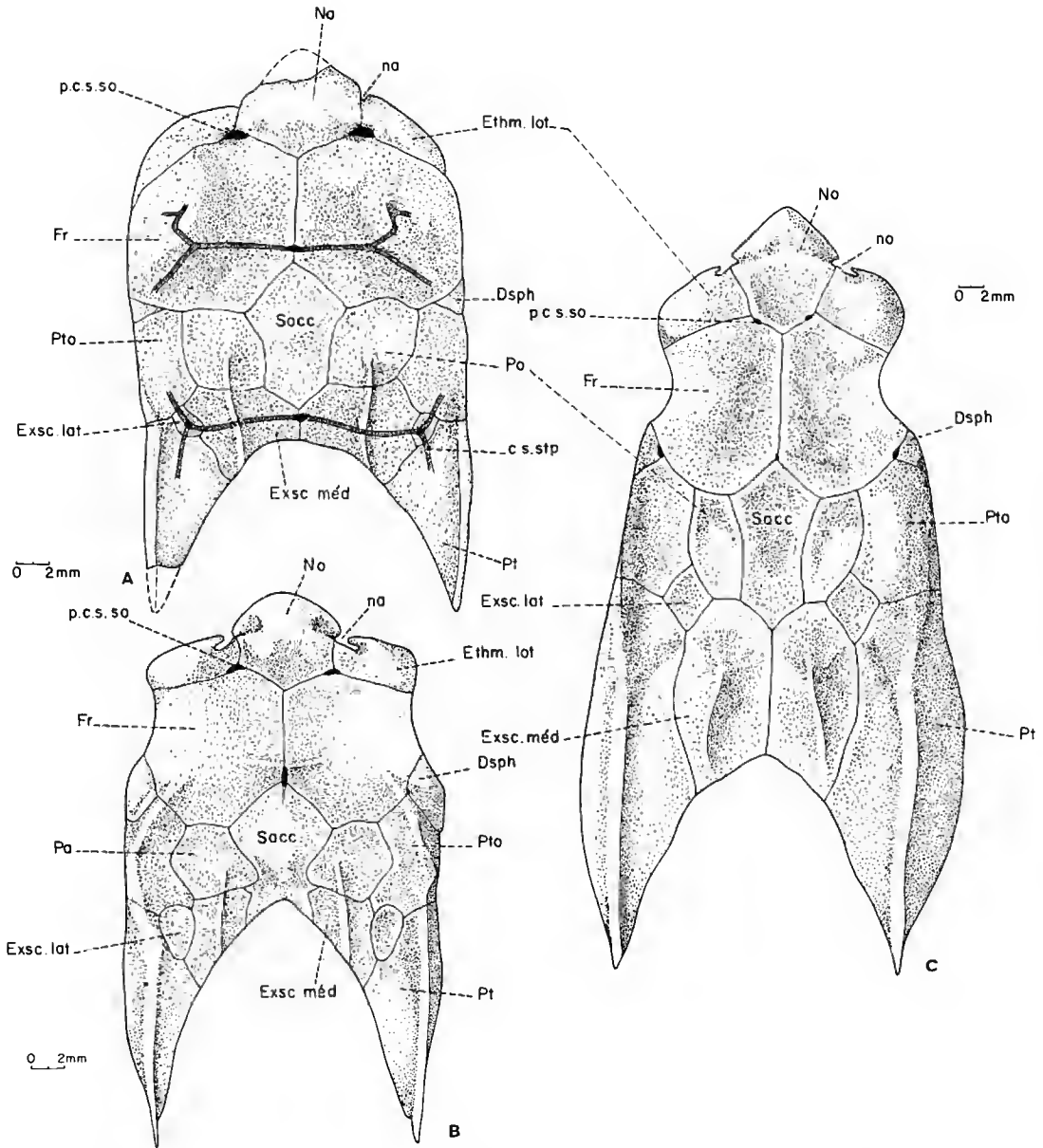


FIG. 3. — Crâne en vue dorsale de : A, *Prevolitans faedoensis* nov. gen. nov. sp. (holotype n° ITL-1) ; B, *Dactyloptena orientalis* (individu n° 209, coll. pers.) ; C, *Cephalacanthus volitans* (L.) (individu n° 208, coll. pers.).

genre et se rapproche pour ce caractère de celui de *Dactyloptena* (fig. 3B). La largeur maximale se situe au niveau des orbites, donc à l'avant du neurocrâne, où les bords des frontaux ne sont pas excavés comme chez *Cephalacanthus* mais au contraire convexes. Chez *Prevolitans*, la partie antérieure frontale est d'ailleurs nettement plus importante par rapport à la partie postérieure du « neurocrâne » (incluant la ceinture scapulaire supérieure qui lui est rattachée) que chez *Cephalacanthus*.

### 1 — Les frontaux (Fr)

Ils sont, de par leur taille, les os les plus importants de ce neurocrâne (fig. 3A). De forme octogonale, irrégulière, ils apparaissent légèrement plus larges que longs comme ceux de *Dactyloptena* (fig. 3B) et contrairement à ceux de *Cephalacanthus*, indépendamment du bord orbital, convexe chez *Prevolitans*, fortement concave chez *Cephalacanthus* (fig. 3C) et faiblement chez *Dactyloptena*. Ils sont séparés dans leur partie postérieure par le supraoccipital. Chaque côté de l'octogone correspond à une suture avec des os différents : le supraoccipital, le pariétal, le ptérotique et le dermosphénoïde postérieurement ; son homologue médialement ; un unique nasal (cf. paragraphe suivant) et l'ethmoïde latéral antérieurement. Le dernier côté correspond à l'orbite.

Le canal sensoriel est en partie visible par transparence de l'os frontal (fig. 3A). Trois branches concourent en un point subcentral ; l'une vient du dermosphénoïde (*Dsph*), la seconde rejoint son homologue sur la ligne de suture médiane des deux frontaux (un gros orifice est observable à ce niveau) ; la troisième part en direction des nasaux, marquant une petite bifurcation latérale, et passe par le point de rencontre du nasal, de l'ethmoïde latéral et du frontal. Ce point de rencontre est schématisé par un énorme pore triangulaire (*p.c.s.so*). Ce schéma correspond, en plus simplifié, à celui observé chez *Cephalacanthus* ; le pore antérieur est cependant nettement plus petit chez ce genre et n'appartient qu'au frontal et au nasal ; l'ethmoïde latéral en est exclu (fig. 3C). Par contre, chez *Dactyloptena*, ce pore sensoriel est situé exactement au point de rencontre des trois os antérieurs (fig. 3B).

### 2 — Les nasaux (Na)

Chez *Cephalacanthus*, l'os médian antérieur a été appelé « ethmoïde médian » par CUVIER & VALENCIENNES (1829), puis « proethmoïde » par GILL (1888) et enfin « ethmoïde » par STARKS (1901). ALLIS (1909 : 159) a démontré que cet os correspondait en réalité à la fusion des deux nasaux puisque l'on peut y observer le passage latéral des canaux sensoriels en direction des lacrymaux et entourant les narines. On aurait pu supposer également que cet os était la combinaison des deux nasaux et d'un mésethmoïde médian. Or, chez *Prevolitans*, si les canaux sensoriels ne sont pas visibles à ce niveau (seul le pore fronto-naso-ethmoïdien est observable), on peut observer par contre sur la face interne de l'os et sur toute sa longueur une suture médiane, attestant de la présence de deux os seulement et argumentant, de ce fait, l'analyse d'ALLIS.

En forme d'hexagone presque régulier, le nasal de *Prevolitans* est semblable à celui de *Dactyloptena*, les deux côtés accolés aux ethmoïdes latéraux étant subparallèles (à peine divergents postérieurement pour *Prevolitans* et parallèles pour *Dactyloptena*). Au contraire, chez *Cephalacanthus*, ces deux côtés sont en position oblique presque dans le prolongement des deux côtés accolés aux frontaux, eux-mêmes nettement plus courts chez ce genre que chez les deux genres précédents.

Sur le côté droit du nasal, juste à la limite avec l'ethmoïde latéral droit, une petite échancrure correspond à la narine droite.

### 3 — *Les ethmoïdes latéraux (Ethm. lat)*

Seule, la partie la plus supérieure des ethmoïdes latéraux est observable (fig. 3A) sans présenter de particularité notable, à l'exception du pore du canal sensoriel qui, contrairement à celui de *Cephalacanthus* et comme chez *Dactyloptena*, lui appartient en partie.

### 4 — *Le supraoccipital (Socc)*

Le supraoccipital est hexagonal, allongé dans le sens antéro-postérieur, et légèrement plus large à sa partie antérieure. Il apparaît plus trapu que celui de *Cephalacanthus* à l'image de tout le neurocrâne. Il diffère par contre de celui de *Dactyloptena* par sa forme d'une part et surtout par sa position. Le supraoccipital de *Dactyloptena* (fig. 3B) présente en effet un étranglement au niveau de son tiers postérieur. Par ailleurs, contrairement à celui de *Prevolitans* (fig. 3A) et à celui de *Cephalacanthus* (fig. 3C), il atteint le bord postérieur de la tête et sépare donc totalement les extrascapulaires médians, alors que chez ces deux genres ceux-ci se rejoignent sur la ligne médiane en arrière du supraoccipital.

### 5 — *Les pariétaux (Pa)*

Le supraoccipital est flanqué de chaque côté d'un pariétal quadrangulaire aux côtés bombés comme celui de *Cephalacanthus*. Chez ce genre, cependant, un étirement antéro-postérieur donne au pariétal une forme oblongue. Chez *Dactyloptena*, chacun des pariétaux présente une avancée médiane qui définit avec son homologue l'étranglement du supraoccipital décrit précédemment.

### 6 — *Les ptérotiques (Pto)*

Latéralement aux pariétaux, les ptérotiques, trapézoïdaux, ont un contact avec les frontaux plus étroit que celui mesuré chez *Cephalacanthus* ou chez *Dactyloptena*. Une crête latérale située longitudinalement est la continuation de celle présente sur l'extrascapulaire médian. Une crête identique est également observée chez *Dactyloptena*.

### 7 — *Les dermosphénoïdes (Dsph)*

Coincés entre les frontaux et les ptérotiques, les dermosphénoïdes sont de petits os triangulaires apparemment moins développés que ceux de *Dactyloptena* ou de *Cephalacanthus*. Aucun canal sensoriel n'a pu être observé à leur surface.

### 8 — *Le basioccipital (Bocc) et le parasphénoïde (Psph)* (fig. 4)

Très fin et de forme grossièrement hexagonale, le basioccipital ressemble à celui de *Cephalacanthus* (Allis, 1909, pl. VII, fig. 70) ou de *Dactyloptena* (obs. pers.). Il s'articule antérieurement au parasphénoïde par une suture quasi perpendiculaire à l'axe longitudinal. Comme chez *Cephalacanthus*, le parasphénoïde est large et plat et présente juste une crête longitudinale médiane. Ses bords latéraux paraissent être droits et non convexes comme chez ce genre. Postéro-ventralement, il s'articule avec le ptérotique (*Pro*). On peut observer sur cet os, un processus latéral (*pr. art. Pro. hmd*) qui se termine par une facette légèrement convexe dans laquelle vient s'articuler un processus de l'hyomandibulaire.

L'autosphénoïde (*Asph*), le ptérotique (*Pto*) et l'exoccipital gauche (*Exocc*), présents mais insuffisamment bien conservés, ne peuvent être décrits avec précision.

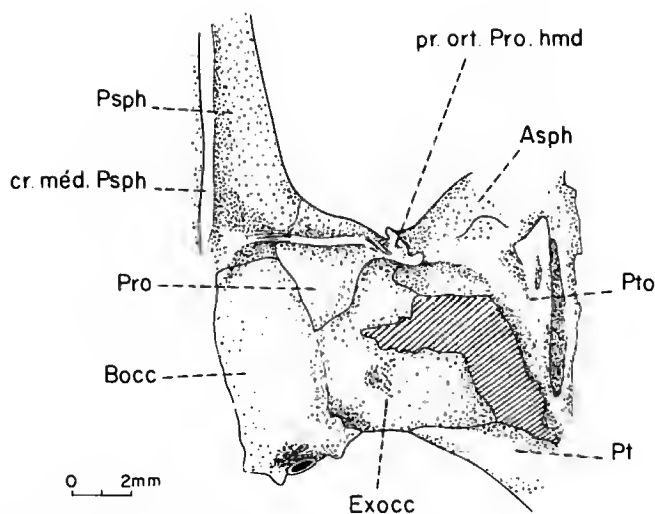


FIG. 4. — Vue ventrale de la partie postérieure gauche du neurocrâne de *Prevolitans faedoensis* nov. gen. nov. sp. (holotype n° ITL-1).

#### 9 — La série infraorbitaire (fig. 5)

Seuls sont conservés le troisième infraorbital gauche (*Iorb 3*) et les infraorbitaux 1, 2 et 3 droits (*Iorb 1*, 2 et 3).

Le troisième infraorbital (fig. 5A) semble être plus petit que celui de *Cephalacanthus* (fig. 6). En effet, s'il est certain que le bord supérieur (contact avec le quatrième infraorbital) soit cassé, rien ne permet d'affirmer que la partie manquante ait été aussi longue que celle de *Cephalacanthus*. Chez ce genre, les deux parties horizontale et verticale, qui constituent ce troisième infraorbital, sont de longueur sensiblement égale. Chez *Prevolitans*, la branche horizontale, complète, est au contraire à peine esquissée. Par ailleurs, le troisième infraorbital droit présente sensiblement les mêmes proportions que le gauche ce qui peut laisser supposer une forme d'origine proche de la forme conservée, c'est-à-dire grossièrement triangulaire à base convexe, nantie de deux processus antéro-inférieur et postéro-

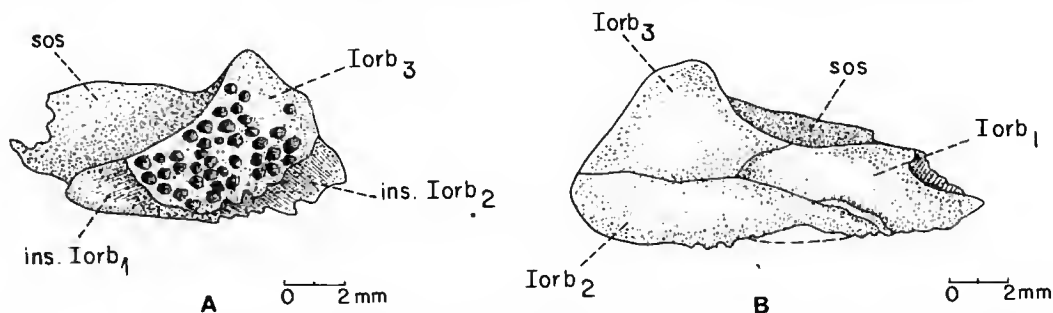


FIG. 5. — *Prevolitans faedoensis* nov. gen. nov. sp. (holotype n° ITL-1) : A, vue latérale du troisième infraorbital gauche (holotype n° ITL-1) ; B, vue latérale d'une partie de la série infraorbitaire droite (holotype n° ITL-1).

inférieur reliés entre eux, striés, assurant l'attache avec respectivement les infraorbitaux 1 et 2 (*ins. Iorb. 1* et *ins. Iorb. 2*). Cette forme relativement trapue (par comparaison avec le troisième infraorbital de *Cephalacanthus*) est proche de celle du troisième infraorbital de *Dactyloptena*.

Le lacrymal droit (*Iorb 1*), seul conservé, est incomplet, toute la partie antérieure articulaire étant brisée (fig. 5B). Il est directement attaché aux deuxième et troisième infraorbitaux. Aux lignes de suture s'observe une petite ride sinueuse en bourrelet.

Le second infraorbital (*Iorb 2*) est également incomplet, tronqué dans sa partie postérieure. Il s'articule avec le lacrymal par une suture oblique presque horizontale. Il est exclu du bord orbitaire. Étant donné la forme du processus d'attache observé le long du bord postéro-inférieur du troisième infraorbital gauche (fig. 5A), il est probable, sinon certain, que comme chez *Cephalacanthus* ce second infraorbital devait dépasser vers l'arrière le troisième infraorbital. Par ailleurs, les troisièmes infraorbitaux montrent en vue interne une ride très prononcée qui débute sur le méplat suboculaire et part à 45° vers l'angle postéro-inférieur du deuxième infraorbitaire. Ce renforcement de la série infraorbitaire, semblable à celui observé chez *Cephalacanthus* ou chez *Dactyloptena*, était probablement en relation avec la fixation de cette série infraorbitaire avec le préopercule par l'intermédiaire d'un pontinal (*Pont*) (fig. 6).

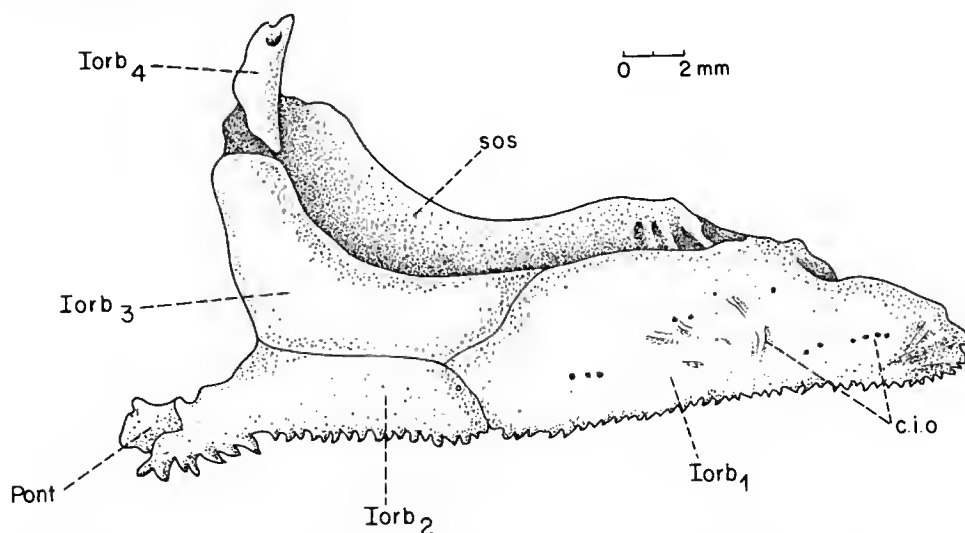


FIG. 6. — Vue latérale de la série infraorbitale droite de *Cephalacanthus volitans* (L.) (individu n° 208, coll. pers.).

#### 10 — Le préopercule (*Pop*)

Le préopercule de *Prevolitans* (fig. 7) semble être en tout point semblable à celui de *Cephalacanthus* et de *Dactyloptena*. Il est caractérisé, comme chez ces genres, par le fait que la branche horizontale (*br. hor*) se prolonge postérieurement par une très longue épine (*ép. p.*) et une branche verticale (*br. vert*) qui fait un angle de 60° environ avec la précédente.

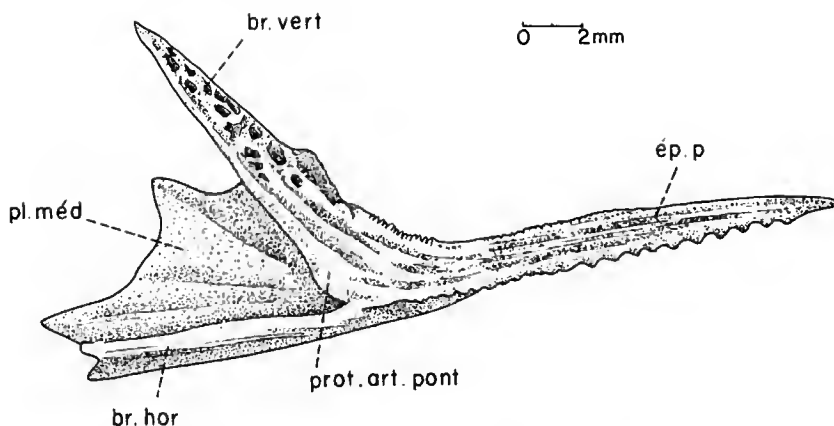


FIG. 7. — Vue latérale gauche du préopercule de *Prevolitans faedoensis* nov. gen. nov. sp. (holotype n° ITL-1).

A l'angle interne des deux branches, le long de la branche verticale, on observe une protubérance arrondie (*prot. art. pont*) qui devait correspondre, comme chez *Cephalacanthus* et comme chez *Dactyloptena*, à l'articulation d'un pontinal (*Pont*) (fig. 6).

Ces deux branches, ainsi que l'épine postérieure, sont entièrement ornementées soit par des cavités irrégulières comme celles observées sur les os du crâne ou de la série infraorbitaire, soit par des tubercules plus ou moins épineux.

Entre ces deux branches, on observe une plaque osseuse (*pl. méd*) très fine, placée en retrait (médialement), dont le bord antérieur forme deux pointes. Au-dessus de la pointe supérieure devait s'articuler l'hyomandibulaire ; entre les deux pointes, se place le symplectique et en dessous de la pointe inférieure, le carré (tous deux non conservés).

### Le splanchnocrâne

#### L'hyomandibulaire (*Hmd*)

L'hyomandibulaire de *Prevolitans* (fig. 8A-B) a une forme très caractéristique semblable à celle de l'hyomandibulaire de *Cephalacanthus* (fig. 8C) ou de *Dactyloptena*. Il présente en vue latérale (fig. 8A) un long bourrelet droit sur toute sa hauteur, orné de rides très fines, droites également. A sa partie supérieure, le bourrelet s'élargit, formant une tête en poulie qui s'articule avec l'autosphénoïde (*poul. art. asph*). Juste en dessous de cette poulie, sur la face médiane (fig. 8B), on observe une petite facette qui permet l'articulation avec le ptérotique (*pt. art. pto*).

Au même niveau de cette même face, part un processus en forme de pied de biche s'élargissant rapidement et fortement ; il se termine par une facette convexe allongée dans le sens de la hauteur et qui, en position anatomique, vient s'articuler avec le prootique (*Pro*).

A mi-hauteur de l'hyomandibulaire, le long du bord postérieur en bourrelet, une facette brisée correspond à l'articulation de l'opercule (*pr. op*).

L'hyomandibulaire de *Prevolitans* est quasiment identique à celui de *Cephalacanthus*. Le processus d'articulation avec le prootique est cependant proportionnellement plus grand chez *Prevolitans* et se rapproche plus, pour ce caractère, de celui de *Dactyloptena*.

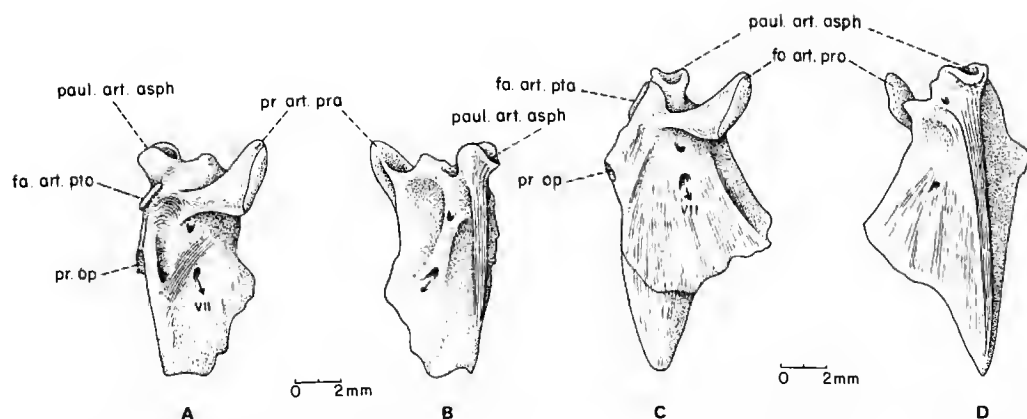


FIG. 8. — Hyomandibulaire gauche de 1) *Prevolitans faedoensis* nov. gen. nov. sp. (holotype n° ITL-1) : A, vue médiane ; B, vue latérale ; 2) *Cephalacanthus volitans* (L.) (individu n° 208, coll. pers.) : C, vue latérale ; D, vue médiane.

## B — LE SQUELETTE POSTCRÂNIEN

### La ceinture scapulaire

En dehors des éléments appartenant au neurocrâne, et que nous venons de décrire, le « toit crânien » est constitué par les os supérieurs de la ceinture scapulaire qui sont les posttemporaux, les extrascapulaires médians et les extrascapulaires latéraux.

#### 1 — Les extrascapulaires latéraux (*Exsc. lat*)

Ce ne sont que de très petits os situés au point de rencontre des extrascapulaires médians, des posttemporaux et des ptérotiques. Comme chez *Dactyloptena* et contrairement à *Cephalacanthus* (fig. 3C), ils n'ont aucun contact avec les pariétaux. Ils sont également moins développés que chez *Dactyloptena* et beaucoup moins que ceux de *Cephalacanthus*. Chez les trois genres, ils sont le point de confluence des trois branches du canal sensoriel : posttemporale, ptérotique et extrascapulaire. Un gros pore est observable à ce niveau.

#### 2 — Les extrascapulaires médians (*Exsc. méd*)

Ils sont très développés (fig. 3) mais surtout dans le sens de la largeur comme ceux de *Dactyloptena* (fig. 3B) et contrairement à ceux de *Cephalacanthus* (fig. 3C) où le développement s'est surtout effectué dans le sens antéro-postérieur. Comme chez ce genre, ils ont une suture commune en arrière du supraoccipital alors que chez *Dactyloptena* ils sont séparés par cet os. Une crête bien marquée les divise longitudinalement en deux parties subégales ; elle se prolonge sur les pariétaux à mi-longueur de ceux-ci. Une crête identique est observable chez *Dactyloptena*. Chez *Cephalacanthus*, on observe à mi-longueur un relief beaucoup moins marqué, légèrement sinusoïdal et qui n'atteint pas les bords antérieur et postérieur des extrascapulaires médians et ne débord pas, par conséquent, sur les pariétaux.

Une branche du canal sensoriel part de l'extrascapulaire latéral et traverse l'extrascapulaire médian en direction de son homologue ; un gros pore triangulaire est observable à ce

niveau. D'après le schéma d'ALLIS (1909 : pl. 57, fig. 88) un tel pore ne semble pas présent sur la ligne de suture médiane des deux extrascapulaires médians de *Cephalacanthus*.

### 3 — Posttemporaux (Pt)

Seule, la partie supérieure médiane de chaque posttemporal (= suprascapulaire d'ALLIS, 1909) est conservée. Elle est limitée latéralement par une crête que se prolonge jusqu'à la pointe postérieure de l'os comme chez *Cephalacanthus* et comme chez *Dactyloptena*. De par leurs proportions et leur développement moindre, les posttemporaux de *Prevolitans* apparaissent plus proches de ceux de *Dactyloptena*.

Tous les os décrits ci-dessus, tant du neurocrâne que de la ceinture scapulaire, présentent une même ornementation faite de petites cavités circulaires, de tailles variables et de disposition à tendance radiaire bien que parfois irrégulière. Le rebord de ces cavités est légèrement ondulé comme chez *Cephalacanthus*. Chez *Dactyloptena*, les mêmes cavités sont présentes mais leur bord est fortement ornementé de petits tubercules nettement individualisés.

### 4 — Le cleithrum (Cl)

De la ceinture scapulaire, le seul élément conservé qui ne soit pas rattaché au crâne est le cleithrum. Celui-ci est extrêmement différent de celui de *Cephalacanthus* (fig. 9B) et de celui de *Dactyloptena* (STARKS, 1930 : fig. 28) et présente une forme classique percoïde non modifiée (fig. 9A). La branche supérieure est constituée de deux parties, l'une antérieure est en forme de gros bourrelet ornementé, l'autre postérieure est une petite plaque lisse. La branche inférieure est la continuation du bourrelet de la branche supérieure et fait avec lui un angle d'environ 110°.

Le cleithrum de *Prevolitans* est donc très différent de celui de *Cephalacanthus* ou de *Dactyloptena* parce que plus gracile et plus allongé dans le sens supéro-inférieur. Chez ces derniers, la branche supérieure a disparu (totalement chez *Dactyloptena*, presque totalement chez *Cephalacanthus*) ; seule, la branche inférieure élargie est présente. Il est vraisemblable

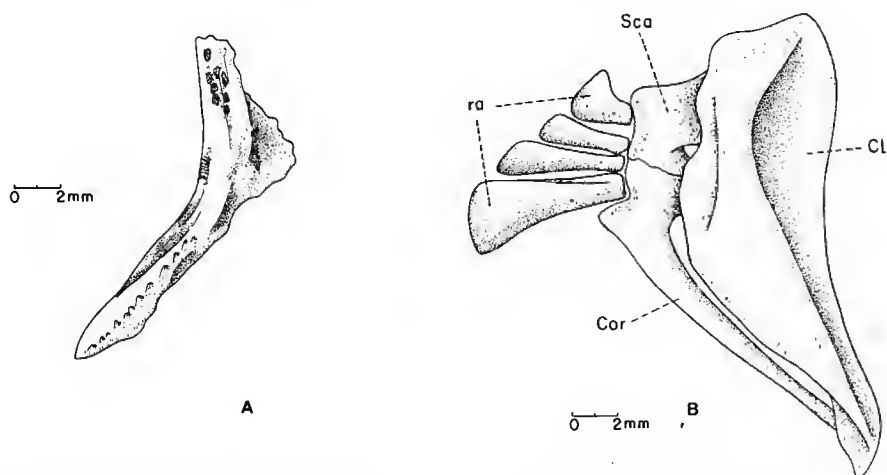


FIG. 9. — A, vue latérale du cleithrum gauche de *Prevolitans faedoensis* nov. gen. nov. sp. (holotype n° ITL-1) ; B, vue latérale du cleithrum droit de *Cephalacanthus volitans* (L.) (individu n° 208, coll. pers.).



qu'un tel cleithrum, avec son attache au crâne plus large que celle de *Prevolitans*, présente une résistance plus grande à la force déployée au moment du « vol ».

La nageoire pectorale de *Prevolitans* n'est pas conservée. Rien n'est connu par conséquent de sa longueur.

### La colonne vertébrale

Seules deux vertèbres sont conservées. Leur position anatomique le long de la colonne vertébrale ne peut se faire que par comparaison avec la colonne vertébrale de *Cephalacanthus* ou de *Dactyloptena*.

Chez ces genres, la formule vertébrale est de 8 + 14. Des huit vertèbres abdominales, les trois premières sont imbriquées l'une dans l'autre, formant avec les supraneuraux élargis et plus ou moins fusionnés un complexe cervical fixe (adaptation au vol) (fig. 10). Les cinq vertèbres suivantes ont pour caractéristique de présenter latéralement une petite surface ronde, légèrement concave, pour l'articulation des côtes pleurales. Les vertèbres postabdominales présentent des parapophyses sur lesquelles viennent s'accoler les éléments de l'endosquelette de la nageoire anale.

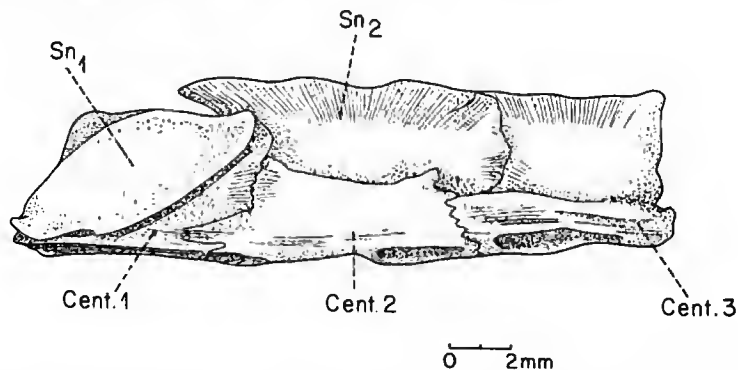


FIG. 10. — Vue latérale gauche du complexe cervical de *Cephalacanthus volitans* (L.) (individu n° 208, coll. pers.).

Les deux vertèbres de *Prevolitans* ne présentent aucune hémaphyse et sont donc des vertèbres abdominales. Elles sont caractérisées toutes deux (fig. 11AB et 11C) par le fort développement de leurs arcs neuraux sur toute la longueur d'un corps vertébral en forme de diabol. Ces arcs neuraux, soudés au centrum, sont surmontés par des hém-neurapophyses également très élargies puisque de même longueur que le centrum, et situées en position décalée vers l'avant par rapport aux arcs neuraux (par comparaison avec *Cephalacanthus* et *Dactyloptena*). Ces hém-neurapophyses sont accolées à leur homologue formant de ce fait un toit continu au-dessus du canal neural (fig. 11B). Ces deux vertèbres ne possèdent pas de processus d'insertion pour les côtes pleurales et ne peuvent donc correspondre qu'à des vertèbres abdominales antérieures. Chez *Cephalacanthus* et chez *Dactyloptena*, seules les trois vertèbres abdominales antérieures, plus ou moins fusionnées en un complexe cervical, n'assurent pas le soutien de côtes pleurales. Il est donc probable, par comparaison avec ces deux genres, que *Prevolitans* ne présentait pas de complexe cervical, ses vertèbres antérieures étant encore simplement articulées entre elles (cf. affinités).

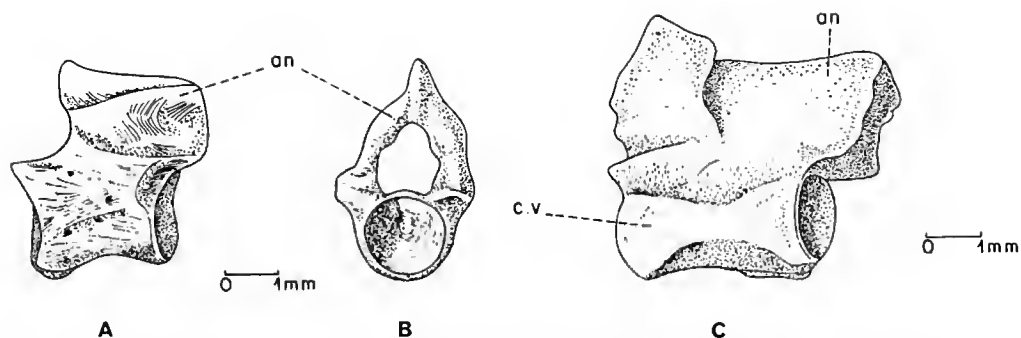


FIG. 11. — Vertèbres abdominales antérieures de *Prevolitans faedoensis* nov. gen. nov. sp. (holotype n° ITL-1) : A, vue latérale droite ; B, vue de face de la même vertèbre ; C, vue latérale droite.

#### AFFINITÉS de *Prevolitans*

*Prevolitans faedoensis* est le plus ancien Dactyloptériforme connu jusqu'à ce jour et le seul fossile que l'on puisse considérer comme valable. Il est possible, en fait, qu'il soit identique au taxon signalé par LAWLEY (1875 : 10 ; 1876 : 61) dans le Pliocène inférieur ? de la région d'Orciano en Italie, et que cet auteur rapportait à une nouvelle espèce du genre *Dactylopterus* (= *Cephalacanthus*) ; *D. pliocenicus*. Cependant, rien n'est connu de ce fossile, non figuré, qui devient de ce fait un *nomen nudum*.

Incontestablement, *Prevolitans faedoensis* est un Cephalacanthidae par la configuration de la tête à laquelle viennent se fixer, par des sutures immobiles, les extrascapulaires médians, les extrascapulaires latéraux et les posttemporaux, pour former un ensemble rigide protégeant les vertèbres cervicales, et par l'anatomie spéciale de son hyomandibulaire à triple articulation (sphénoïde, ptérotique et prootique).

Si on compare entre eux les deux genres appartenant actuellement aux Cephalacanthidae, *Cephalacanthus* et *Dactyloptena*, on constate que chez le premier genre, l'ensemble de la tête est plus développé vers l'arrière avec accollement, sur la ligne médiane, en arrière du supraoccipital, des deux extrascapulaires médians. Cette disposition constitue une protection plus efficace, au moment du vol, de l'articulation tête-vertèbres. Les trois premières sont par ailleurs soudées presque totalement en un complexe cervical (les limites entre les vertèbres ne sont plus visibles en vue ventrale). Chez *Dactyloptena*, ce complexe cervical est présent mais probablement moins solide que celui de *Cephalacanthus* puisque, en vue ventrale, on peut encore observer les limites entre les trois centra. Par ailleurs, ce complexe est moins protégé puisque nous avons vu que les deux extrascapulaires médians ne se rejoignent pas en arrière du supraoccipital, laissant cette zone post-supraoccipitale vide.

*Prevolitans faedoensis* semble plus spécialisé, pour ce caractère, que *Dactyloptena* puisque les extrascapulaires médians sont mitoyens. La partie post-supraoccipitale est cependant plus courte que chez *Cephalacanthus*. Il ne possède pas de complexe cervical comme chez les formes actuelles avec fusion des trois premiers centra entre eux, mais on peut noter cependant que le développement des arcs neuraux qui se décalent vers l'avant et s'emboîtent dans le précédent, donne à l'ensemble une certaine rigidité.

Au niveau de la ceinture scapulaire le problème semble plus complexe. *Cephalacanthus* et *Dactyloptena* présentent une réduction de la branche supérieure du cleithrum, ce qui semble pouvoir être considéré comme un renforcement au niveau de l'attache à l'ensemble de la tête et donc une meilleure adaptation au vol. Par contre, la ceinture scapulaire de ces deux genres ne semble pas modifiée au niveau des éléments scapulaire, coracoïde et radiaux, par rapport au type percoïde. STARKS, en 1930, avait déjà signalé la difficulté de réunir les Cephalacanthidae (= Dactylopteridae) aux Triglidae, comme cela était généralement admis, sur la base de la configuration de la ceinture scapulaire. Chez les Triglidae, en effet, l'attache de la nageoire pectorale (scapula + coracoïde + radiaux) est profondément modifiée (STARKS, 1930 : fig.27 ; obs. pers. chez *Prionotus evolans*).

Considérons la position phylogénétique de *Prevolitans faedoensis*. Il partage avec *Dactyloptena* les caractères suivants :

- 1) la forme large du nasal (rétrécie chez *Cephalacanthus*) ;
- 2) la position du pore du canal sensoriel antérieur appartenant au nasal, au frontal et à l'ethmoïde latéral (appartenant aux deux premiers os seulement chez *Cephalacanthus*) ;
- 3) la position des extrascapulaires latéraux qui ne présentent pas de contact avec les pariétaux (largement en contact chez *Cephalacanthus*) ;
- 4) la crête extrascapulaire médiane qui se prolonge sur les pariétaux (limitée aux extrascapulaires médians chez *Cephalacanthus*) ;
- 5) développement identique des posttemporaux (moindre que chez *Cephalacanthus*).

*Prevolitans faedoensis* partage avec *Cephalacanthus* un seul caractère : l'accolement des extrascapulaires médians entre eux en arrière du supraoccipital.

*Prevolitans faedoensis* apparaît plus primitif que les deux autres genres et ce, toujours avec la gradation *Dactyloptena*-*Cephalacanthus* pour les caractères suivants :

- 1) pas de réduction des frontaux au-dessus des orbites (bord légèrement concave chez *Dactyloptena* et fortement concave chez *Cephalacanthus*) ;
- 2) bords latéraux du nasal divergents postérieurement (parallèles chez *Dactyloptena*, convergents chez *Cephalacanthus*) ;
- 3) extrascapulaires latéraux très petits et très éloignés des pariétaux (plus développés et rapprochés des pariétaux chez *Dactyloptena* ; très développés et en contact avec les pariétaux chez *Cephalacanthus*) ;
- 4) pore antérieur du canal sensoriel (nasal, frontal et/ou ethmoïde latéral) très développé chez *Prevolitans*, moins chez *Dactyloptena* et très peu chez *Cephalacanthus* ;
- 5) des vertèbres cervicales séparées et articulées chez *Prevolitans*, un complexe cervical encore articulé chez *Dactyloptena*, entièrement fusionné chez *Cephalacanthus* ;
- 6) un cleithrum non réduit chez *Prevolitans*, à branche supérieure réduite chez *Dactyloptena* et chez *Cephalacanthus*.

On observe donc une sorte de gradation régulière de six caractères allant de *Prevolitans* (état primitif) à *Cephalacanthus* (état évolué) en passant par *Dactyloptena* (état intermédiaire), à l'exception d'un seul caractère : l'accolement des extrascapulaires médians en arrière du supraoccipital.

En accord avec STARKS (1930) et GREGORY (1933), il semble effectivement difficile de

relier directement les Cephalacanthidae aux Triglidæ dont ils sont généralement considérés comme étant très proches. Cependant, *Prevolutans* étant déjà un Cephalacanthidae vrai, n'apporte pas d'éléments positifs dans ce débat.

#### ABRÉVIATIONS

*an*, arc neural ; *Asph*, autosphénoïde ; *Bocc*, basioccipital ; *br.hor*, branche horizontale du préopercule ; *br.vert*, branche verticale du préopercule ; *c.i.o.*, canal infraorbitaire ; *c.s.stp*, canal sensoriel supratemporal ; *c.v.*, centre vertébral ; *cent*, centrum ; *Cl*, cleithrum ; *Cor*, coracoïde ; *cr.méd.Psph*, crête médiane du parasphénoïde ; *Dsph*, dermosphénoïde ; *Ethm.lat*, ethmoïde latéral ; *Exocc*, exoccipital ; *Exsc.lat*, extrascapulaire latéral ; *Exsc.méd*, extrascapulaire médian ; *fa.art.pto*, facette articulaire pour le ptérotique ; *Fr*, frontal ; *ins. Iorb 1* et *ins. Iorb 2*, insertion pour l'infraorbital 1, 2 ; *Iorb 1*, infraorbital 1 ou lacrymal ; *Iorb 2, 3, 4*, infraorbital 2, 3, 4 ; *Na*, nasal ; *na*, narine ; *p.c.s.so*, pore du canal sensoriel supraorbital ; *Pa*, pariétal ; *pl.méd*, plaque médiane ; *Pont*, pontinal ; *prot.art.pont*, protubérance articulaire pour l'articulation du pontinal ; *poul.art.asph*, poulie articulaire pour l'autosphénoïde ; *pr.art.Pro.hmd*, processus articulaire du prootique pour l'hyomandibulaire ; *pr.art.pro*, processus articulaire pour le prootique ; *pr.op*, processus opercularis ; *pro*, prootique ; *Psph*, parasphénoïde ; *Pt*, posttemporal ; *Pto*, ptérotique ; *Ra*, radial ; *Sca*, scapula ; *Sn*, supranéural ; *Socc*, supraoccipital ; *sos*, méplat suboculaire (subocular shelf) ; *VII*, sortie du nerf VII.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLIS, E. P., 1909. — The cranial anatomy of the Mail-Cheeked fishes. *Zoologica*, **57** : 1-219.
- ANDREWS, S. M., B. G. GARDINER, R. S. MILES & C. PATTERSON, 1967. — Pisces. In : The fossil record, a symposium with documentation. Geol. Soc. London : 637-683.
- BLONDEAU, A., 1972. — Les Nummulites. Vuibert (Paris) : 1-254.
- CUVIER, G., & A. VALENCIENNES, 1828-49. — Histoire naturelle des Poissons. Paris, Strasbourg, 22 vol. 1829 : xxvi + 518 p.
- ELLIS, B. F., & A. MASSINA, 1940 et suivant. — Catalogue of Foraminifera. New York, Amer. Mus. Nat. Hist.
- GILL, Th., 1888. — On the classification of the Mail-Cheeked fishes. *Proc. U. S. natn. Mus.*, **11** : 567-592.
- 1891. — The characteristics of the Dactylopteroidea. *Proc. U. S. natn. Mus.*, **13** (1890) : 243-248.
- GREGORY, W. K., 1933. — Fish skulls : a study of the evolution of natural mechanisms. *Trans. Am. Phil. Soc.*, **23** (2) : i-vii, 75-481.
- LACÉPÈDE, B., 1798-1803. — Histoire naturelle des Poissons., 5 vols. in-4°, Paris, IV-1802, XLIV + 728 p.
- LAWLEY, R., 1875. — Pesci el altri vertebrati fossili del Pliocene Toscano. *Soc. Tosc. Sc. nat.* : 1-13.
- 1876. — Nuovi studi sopra ai pesci ed altri vertebrati fossili delle colline Toscane. Firenze : 1-122.
- LINNAEUS, C., 1758. — Systema Naturae. Ed. X, vol. 1, 824 p., Nantes & Pisces : 230-338.
- MONOD, Th., 1973. — Catalogue des Poissons de l'Atlantique du nord est et de la Méditerranée : les Cephalacanthidae. CLOFNAM : 613-614. J.-Cl. Hureau & Th. Monod eds. Unesco, Paris.
- MUNIER-CHALMAS, E., & A. DE LAPPARENT, 1893. — Note sur la nomenclature des terrains sédimentaires. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **3** (21) : 438-488.

- PICCOLI, G., & L. G. MOCELLIN, 1962. — Studi sulla Macrofauna Priaboniana di Priabona (prealpi venete). *Memorie Ist. geol. miner. Univ. Padova*, **23** : 3-120.
- PICCOLI, G., & L. SORBINI, 1980. — L'Éocène. *In* : 1 vertebrati fossili italiani. Catalogo della Mostra, Verona : 143-144.
- SORBINI, L., 1980. — Il giacimento di Bolca (Verona). *In* : 1 vertebrati fossili italiani. Catalogo della Mostra, Verona : 149-155.
- 1980. — Il giacimento di Chiavon (Vicenza). *In* : 1 vertebrati fossili italiani. Catalogo della Mostra, Verona : 177-179.
- STARKS, E. C., 1901. — Synonymy of the Fish skeleton. *Proc. Wash. Acad. Sci.*, **3** : 507-539.
- 1930. — The primary shoulder girdle of the bony fishes. *Stanford Univ. Publ., Univ. Ser.*, **6** (2) : 149-239.
- WHITLEY, G. P., 1929. — Studies in ichthyology n° 3. *Rec. Aust. Mus.*, **17** (3) : 101-156.

PLANCHE I

*Prevolitans faedoensis* nov. gen. nov. sp.

- 1 — Vue dorsale de la tête.
- 2 — Vue ventrale partielle du neurocrâne.

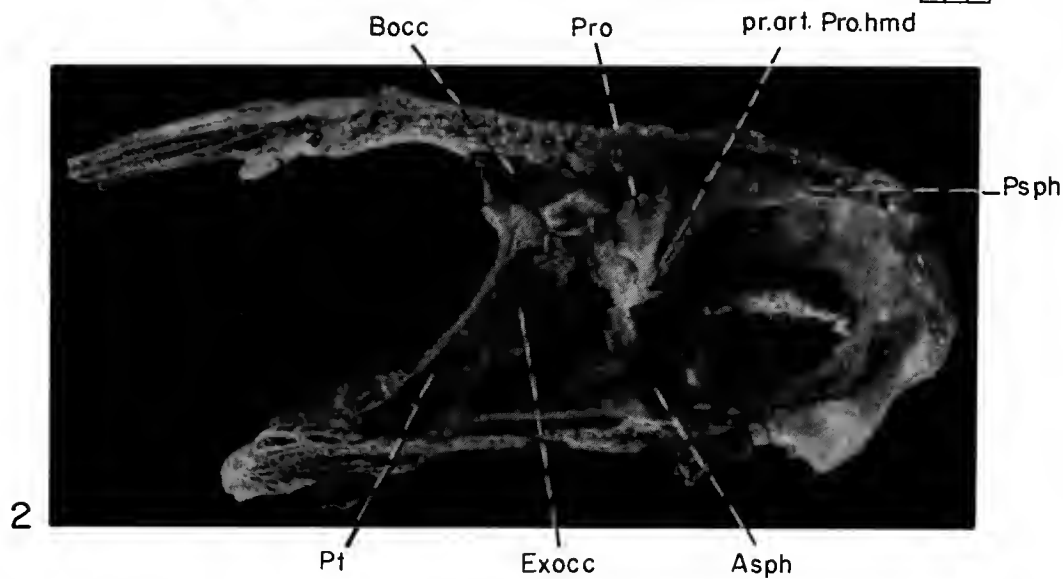
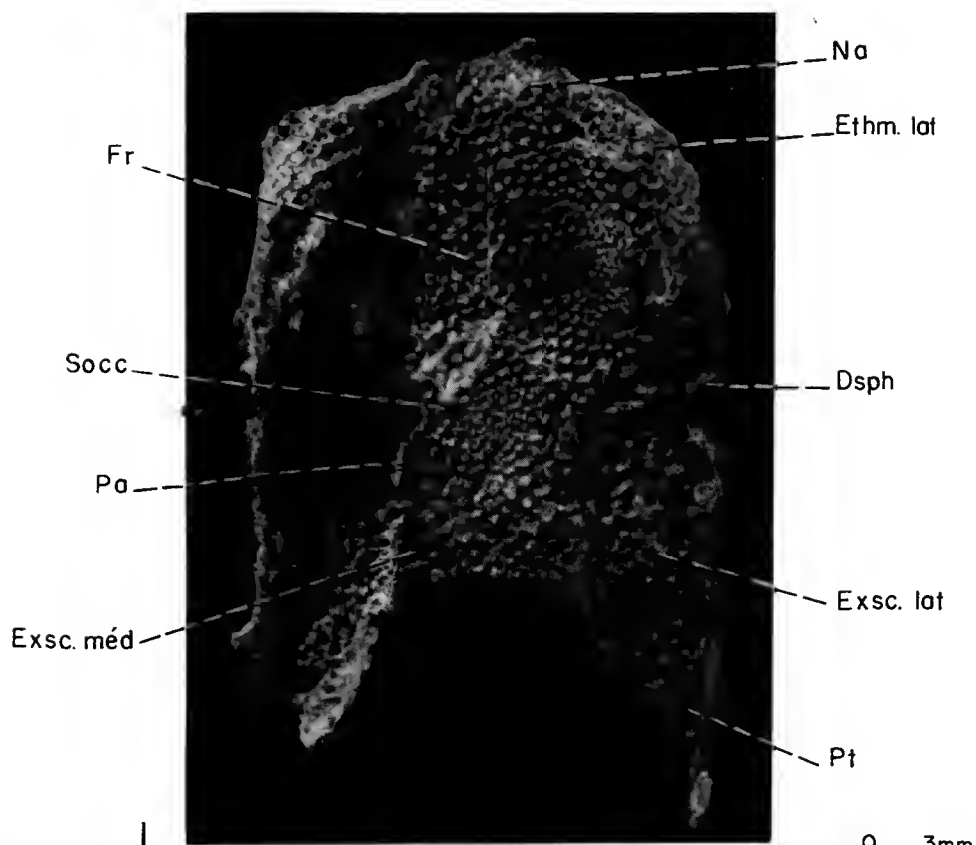


PLANCHE I

PLANCHE II

*Prevolitans faedoensis* nov. gen. nov. sp.

- 1 — Vue latérale de l'hyomandibulaire gauche.
- 2 — Vue médiane de l'hyomandibulaire gauche.
- 3 — Vue latérale du préoperculaire gauche.
- 4 — Vue latérale droite d'une vertèbre abdominale antérieure.
- 5 — Vue latérale droite d'une vertèbre abdominale antérieure.



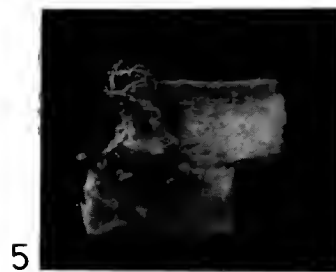
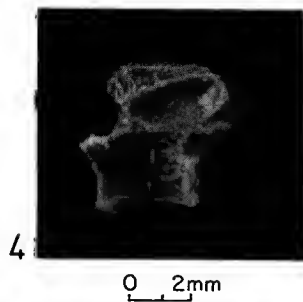
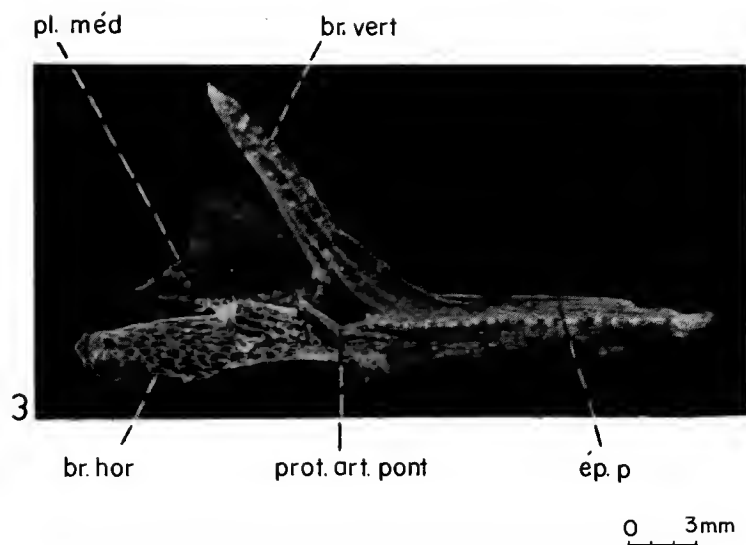
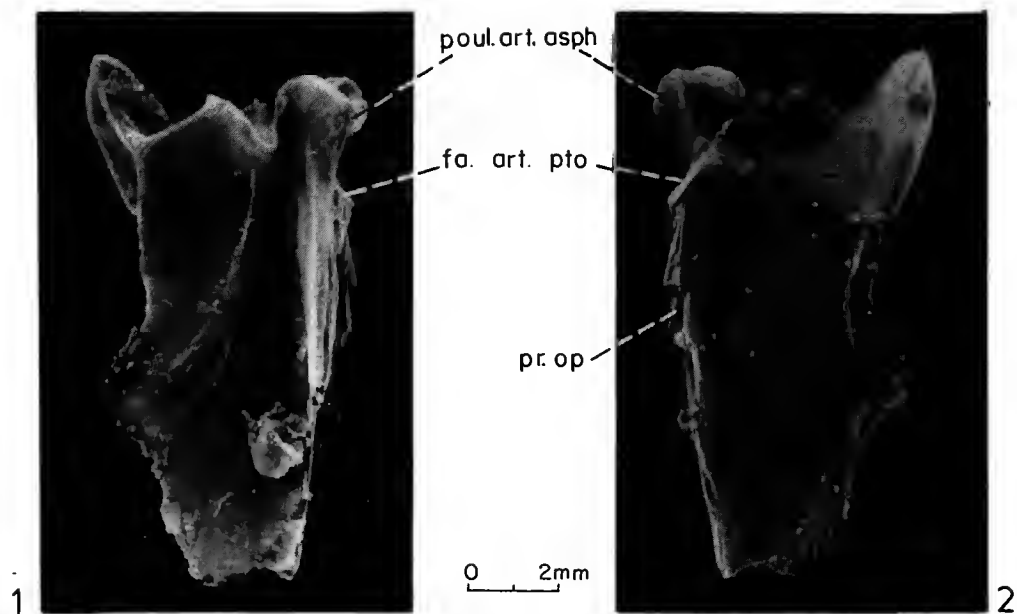


PLANCHE II



## Les Artiodactyles sélénodontes du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire)

par Léonard GINSBURG, Jacques HUIN et Jean-Pierre LOCHER

**Résumé.** — Les sables continentaux d'âge Miocène inférieur (MN 3 de l'échelle biostratigraphique continentale européenne) des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire) ont livré cinq espèces de Ruminants : le Tylopode primitif *Cainotherium laticurvatum ligericum* n.ssp. et quatre Ruminants : *Amphitragulus* cf. *boulangeri*, *Lagomeryx praestans*, *Procervulus dichotomus savignensis* n.ssp. et *Andegameryx andegaviensis*. L'analyse faunistique indique un âge légèrement plus ancien que celui du gisement de Wintershof-West en Bavière.

**Abstract.** — The ruminantia fauna of continental sands of Les Beilleaux at Savigné-sur-Lathan, in Loire basin (dated as MN3 of the continental biostratigraphical chart of European Miocene) contains the primitive Tylopoda *Cainotherium laticurvatum ligericum* nov.ssp. and four Ruminantia : *Amphitragulus* cf. *boulangeri*, *Lagomeryx praestans*, *Procervulus dichotomus savignensis* nov.ssp. and *Andegameryx andegaviensis*. The age of the fauna is slightly older than the famous one of Wintershof-West in Bavaria.

L. GINSBURG, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*  
J. HUIN, *23, rue du Pas-Notre-Dame, 37100 Tours.*  
J. P. LOCHER, *1, rue G. Planté, 37100 Tours.*

---

### INTRODUCTION

Au lieu-dit des Beilleaux sur la commune de Savigné-sur-Lathan, à l'ouest du village, COLLIER et HUIN (1979) ont découvert, sous le falun marin classique, des sables continentaux d'origine fluviale qui leur ont livré une riche faune de Mammifères, d'âge Miocène inférieur (plus précisément de la MN3 de l'échelle biostratigraphique continentale actuellement en vigueur). Plusieurs groupes ont déjà fait l'objet d'études spécialisées : l'Artiodactyle Antracotheriidé *Brachyodus onoideus* (CABARD, HUIN et LOCHER, 1980), les Carnivores (GINSBURG, HUIN et LOCHER, 1981) et les Périssodactyles Rhinocerotidés (GINSBURG, HUIN et LOCHER, 1982). Nous nous proposons ici d'étudier les Artiodactyles Ruminantia.

Ordre ARTIODACTYLA Owen, 1848

Sous-ordre TYLOPODA Illiger, 1811

Famille CAINOTHERIIDAE Camp et Van der Hoof, 1940

Genre CAINOTHERIUM Bravard, 1828

*Cainotherium laticurvatum* (Geoffroy, 1833)

*Cainotherium laticurvatum ligericum* nov.ssp.

DIAGNOSE : *Cainotherium laticurvatum* d'environ 15 % plus petit que la grande forme de Saint-Gérard-le-Puy. Légère réduction de P<sup>3</sup>. Formation d'un petit hypocône sur P<sup>2</sup>.

HOLOTYPE : Hémimandibule droite avec P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub>.

P<sub>3</sub> = 5,15 × 2,35 ; P<sub>4</sub> = 4,84 × 2,88 ; M<sub>1</sub> = 4,8 × 3,75 ; M<sub>2</sub> = 5,15 × 4,0 ; M<sub>3</sub> = 7,5 × 3,7 (BEI 479).

PARATYPES : Hémimandibule droite avec P<sub>1</sub>-P<sub>3</sub>. P<sub>2</sub> = 4,45 × 1,75 ; P<sub>3</sub> = 4,8 × 2,0 ; P<sub>4</sub> = 4,25 × 2,9 (BEI 517). Hémimandibule gauche avec C-P<sub>3</sub>. P<sub>1</sub> = 3,45 × 1,45 ; P<sub>2</sub> = 4,7 × 1,85 ; P<sub>3</sub> = 4,95 × 2,2 (BEI 439).

TABLEAU 1. — Mesures (en millimètres) des dents de *Cainotherium laticurvatum ligericum* des Beilleaux.

	N	LONGUEUR			LARGEUR		
		min	moy	max	min	moy	max
P <sub>1</sub>	5	3,15	3,33	3,72	1,1	1,43	1,55
P <sub>2</sub>	5	4,3	4,63	5,0	1,75	1,83	1,9
P <sub>3</sub>	8	4,6	4,97	5,5	2,03	2,26	2,4
P <sub>4</sub>	11	4,25	4,67	5,0	2,7	2,96	3,2
M <sub>1</sub>	12	4,25	4,45	4,8	3,2	3,51	3,75
M <sub>2</sub>	9	4,5	5,05	5,7	3,59	3,92	4,2
M <sub>3</sub>	20	5,41	7,05	7,5	3,35	3,57	3,9
D <sub>3</sub>	2	4,64	4,82	5,0	2,0	2,2	2,4
D <sub>4</sub>	4	4,55	5,12	5,8	2,8	3,05	3,4
P <sup>1</sup>	3	3,8	4,17	4,55	1,5	2,13	3,1
P <sup>2</sup>	4	4,86	5,12	5,3	2,1	2,55	2,88
P <sup>3</sup>	5	4,8	5,02	5,55	3,66	3,91	4,3
P <sup>4</sup>	10	3,45	3,89	4,5	4,46	4,82	5,3
M <sup>1</sup>	6	4,6	4,90	5,15	5,95	6,15	6,4
M <sup>2</sup>	8	5,0	5,35	5,7	6,2	6,66	7,15
M <sup>3</sup>	6	5,15	5,33	5,6	6,2	6,43	6,86

LOCALITÉ TYPE : Sables continentaux des Beilleaux, à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire), base de MN3.

DERIVATIO NOMINIS : De *Liger*, nom latin de la Loire.

## DESCRIPTION

### *Dents supérieures*

P<sup>1</sup> et P<sup>2</sup> sont simples et allongées ; la pointe principale est en position légèrement antérieure. Les deux autres pointes sont minces et légèrement déportées vers l'extérieur. Le cingulum lingual est fort. Sur P<sup>2</sup>, ce cingulum s'élargit à l'arrière en un véritable hypocône. Ce phénomène ne s'observe pas chez les autres formes de *Cainotherium*. P<sup>3</sup> est plus forte, plus large et l'hypocône très important, comme chez les autres *Cainotherium*. Le parastyle et le métastyle sont bien développés, en particulier le parastyle qui l'est nettement plus que sur le *Cainotherium laticurvatum* de Saint-Gérand-le-Puy. Le petit *Cainotherium* d'Espira-du-Conflent offre une légère tendance au même phénomène.

P<sup>4</sup> est courte, large, plus ou moins symétrique par rapport à un axe transversal. Parastyle et métastyle sont particulièrement développés et en saillie sur la muraille externe, comme chez tous les *Cainotherium*. L'aile postérieure du croissant interne est nettement plus développée que sur le *C. laticurvatum* de Saint-Gérand-le-Puy.

Les molaires sont bâties comme celles du *C. laticurvatum* de Saint-Gérand-le-Puy. Sur les dents fraîches, le croissant antéro-interne (protocone) est nettement détaché des croissants postéro-médian (métacone) et postéro-interne (hypocône). A l'avant de M<sup>1</sup>, le cingulum antérieur est à peine plus développé que chez le *C. laticurvatum* de Saint-Gérand-le-Puy. La taille des molaires est croissante de M<sup>1</sup> à M<sup>3</sup>, comme chez les autres Cainothères.

### *Dents inférieures*

Les trois premières prémolaires sont minces et allongées. P<sub>1</sub> est tronquée en avant, par réduction du paraconide, comme chez tous les *Cainotherium*. Elle l'est cependant plus que chez le *Cainotherium laticurvatum* de Saint-Gérand-le-Puy. Sur *C. huerzeleri*, cette dent est nettement plus courte et épaisse. Un léger cingulum court enfin sur le bord lingual.

Sur P<sub>2</sub> et P<sub>3</sub>, le paraconide est aussi plus court que sur la forme de Saint-Gérand et le cingulum interne est peut-être aussi un peu plus faible. Sur P<sub>3</sub>, la fourche qui part au flanc interne de la crête postérieure, fourche dont l'éperon antérieur correspond à un entoconide et l'éperon postérieur à un entostylide, est inconstante, l'éperon antérieur n'existant pas toujours. Sur sept spécimens, il existe chez trois, est absent chez trois autres, et vestigial chez le dernier. A Espira-du-Conflent, sur six spécimens, trois présentent un entoconide, trois n'en présentent pas. La P<sub>4</sub> est courte à l'avant et élargie à l'arrière. Il n'y a généralement pas de cingulum externe. Les pointes internes sont plus rapprochées entre elles que sur la forme de Saint-Gérand, par suite du raccourcissement général de la dent ; le paraconide est un peu plus reculé et le métaconide un peu plus avancé par rapport au protoconide. Les molaires sont simples et à cingulum externe très faible ou nul. Le dernier lobe de M<sub>3</sub> est parfois un peu raccourci, mais il est alors plus épais.

# RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Les différences anatomiques observées sur les dents des diverses populations de *Cainotherium* sont très faibles ou peuvent se rapporter à un raccourcissement de la série prémo- laire. Des différents diagrammes établis, celui qui est basé sur les longueurs moyennes des dents jugales inférieures est le plus clair et le plus sûr ; les autres diagrammes donnent les mêmes résultats, mais sont établis sur des échantillons plus réduits. On constatera d'abord

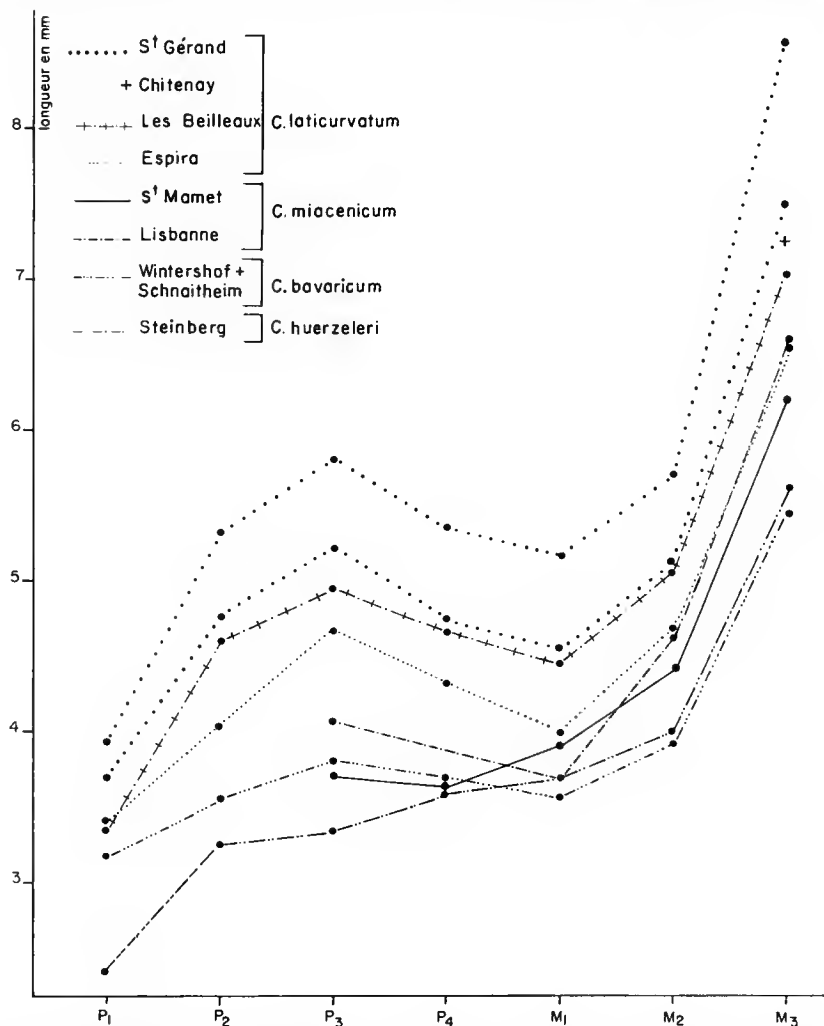


FIG. 1. — Représentation graphique des longueurs des dents jugales inférieures des différentes espèces de *Cainotherium* (en mm.). Pour *C. laticurvatum* de Saint-Gérard-le-Puy, la forme typique et la forme de grande taille ont été représentées séparément.

une réduction, spectaculaire dans sa régularité, de la taille des *Cainotherium* au cours du temps ; ensuite, l'homogénéité des rapports des molaires entre elles, à part une réduction régulière aussi au cours du temps, de la longueur de  $M_3$ , sans doute imputable à celle du seul troisième lobe.

La population la plus proche des Beilleaux est celle de Saint-Gérard-le-Puy. Elle s'en distingue seulement par une réduction générale de taille et un raccourcissement de  $P_3$ .

La population d'Espira-du-Conflent est ou du même âge ou à peine plus récente que celle des Beilleaux. La mandibule attribuée à *Dorcatherium* par BAUDELLOT *et al.* (1974) est en fait rapportable à *Andegameryx andegaviensis*. Le niveau est donc MN3. La population de *Cainotherium* d'Espira-du-Conflent marque, par rapport à celle des Beilleaux, une légère diminution de taille, la même proportion de longueur entre  $P_3$  et les dents plus postérieures, et une diminution de  $P_2$ . La non-réduction de  $P_1$  est surprenante. Elle est peut-être due à une certaine instabilité de cette dent extrême, ou à une nouvelle tendance évolutive apparue à la fin de l'Orléanien inférieur.

A la même époque, le *Cainotherium mlocaenicum* du bassin catalan espagnol a sensiblement la même taille (prise sur les longueurs de  $M_1$  à  $M_3$ ), mais les prémolaires sont considérablement raccourcies, indiquant l'indépendance du groupe.

Le *C. bavaricum* doit être comparé d'abord aux populations des Beilleaux et de Saint-Gérard dont l'âge est très proche. Il y a chez *C. bavaricum* un fort raccourcissement de  $P_3$ , et un raccourcissement plus discret de  $P_2$ . La  $P_1$  est par contre proportionnellement plus longue.

Enfin, dans la population de Steinberg (*C. huerzeleri*), la réduction (observée par rapport à  $M_{1-2}$ ) atteint toutes les prémolaires, et en particulier  $P_4$  et  $P_1$ .  $P_1$  reprend ainsi, par rapport à la  $P_2$ , la même proportion que dans les populations primitives de Saint-Gérard-le-Puy et des Beilleaux. On notera enfin un léger accroissement de taille de la série molaire par rapport aux populations de Wintershof-West et de Schnaitheim (*C. bavaricum*).

En résumé, le groupe Saint-Gérard — Les Beilleaux — Espira semble former un ensemble homogène, avec évolution progressive de MN2 à MN3. Le groupe de la Catalogne correspond à un second ensemble. La forme de Lisbonne, incomplètement connue, est soit à rattacher au groupe catalan, soit à isoler en unité indépendante. Enfin, le groupe bavarois constitue une autre unité indépendante. Pour souligner l'indépendance de ces unités, on pourrait les regrouper chacune sous un nom spécifique particulier, encore que les deux formes bavaroises soient assez différentes entre elles pour mériter une séparation spécifique. Dans cette optique, nous regrouperons les trois populations françaises sous la même étiquette spécifique *C. laticurvatum*, avec trois sous-espèces : *C. l. laticurvatum* à Saint-Gérard-le-Puy, *C. l. ligericum* aux Beilleaux et *C. l. lintillae* à Espira-du-Conflent.

Sous-ordre RUMINANTIA Scopoli, 1777

Famille MOSCHIDAE Gray, 1821

Les Moschidae sont des Cervoidea primitifs, caractérisés par l'absence d'appendices frontaux et la présence de canines supérieures longues, minces et effilées. Les molaires supérieures ne portent pas de pli protoconal. On compte dans cette famille des formes du Miocène d'Europe (*Amphitragulus* et *Dremotherium*), d'Amérique (*Blastomeryx*) et les actuels *Moschus* et *Hydropotes* d'Asie.

Genre AMPHITRAGULUS Pomel, 1846

*Amphitragulus* cf. *boulangeri* Pomel, 1853

MATÉRIEL ET MESURES (en millimètres) : Molaire supérieure =  $11,2 \times 10,8$  (BEI 317); molaire supérieure =  $8,8 \times 11,05$  (BBX 1322).

Une molaire supérieure très fraîche (BEI 317) ainsi qu'une autre plus âgée nous ont paru trop petites pour pouvoir être attribuées aux autres Pecora du gisement. De plus, elles se distinguent de celles attribuées à *Andegameryx* par l'absence de pilier du métacône sur la muraille externe. Cette morphologie est bien celle des *Amphitragulus* de l'Agénien. Pour la taille, elle dépasse un peu celle des *Amphitragulus boulangeri* de Saint-Gérard-le-Puy.

Famille LAGOMERYCIDAE Pilgrim, 1941

A l'intérieur des Cervoidea, les Lagomerycidae, regroupés autour du genre *Lagomeryx*, se caractérisent par l'absence de pli protoconal aux molaires supérieures et la présence de bois caducs formés, schématiquement, de plusieurs andouillers divergeant plus ou moins en éventail à partir d'un même point ou du même plateau plus ou moins court et horizontal.

Genre LAGOMERYX Roger, 1904

*Lagomeryx praestans* Stehlin, 1937

MATÉRIEL ET MESURES (en millimètres) : 12 mandibules, 11 dents inférieures et 2 supérieures isolées :  $P^2 = 12,5 \times 10,2$  ;  $P^4 = 11,4 \times 10,0$ .



TABLEAU II. — Mesures (en millimètres) des dents jugales inférieures de *Lagomeryx praestans*.

	N	LONGUEUR			N	LARGEUR		
		min	moy	max		min	moy	max
P <sub>2</sub>	2	10,0	10,2	10,4	1		4,8	
P <sub>3</sub>	6	10,0	11,33	12,5	5	5,2	5,56	5,9
P <sub>4</sub>	12	11,5	12,12	13,0	11	5,4	6,48	8,2
M <sub>1</sub>	7	12,1	12,94	13,5	5	8,2	8,68	9,2
M <sub>2</sub>	7	13,9	14,68	15,2	6	9,0	9,38	9,6
M <sub>3</sub>	15	18,0	19,26	20,3	15	8,4	9,12	10,0

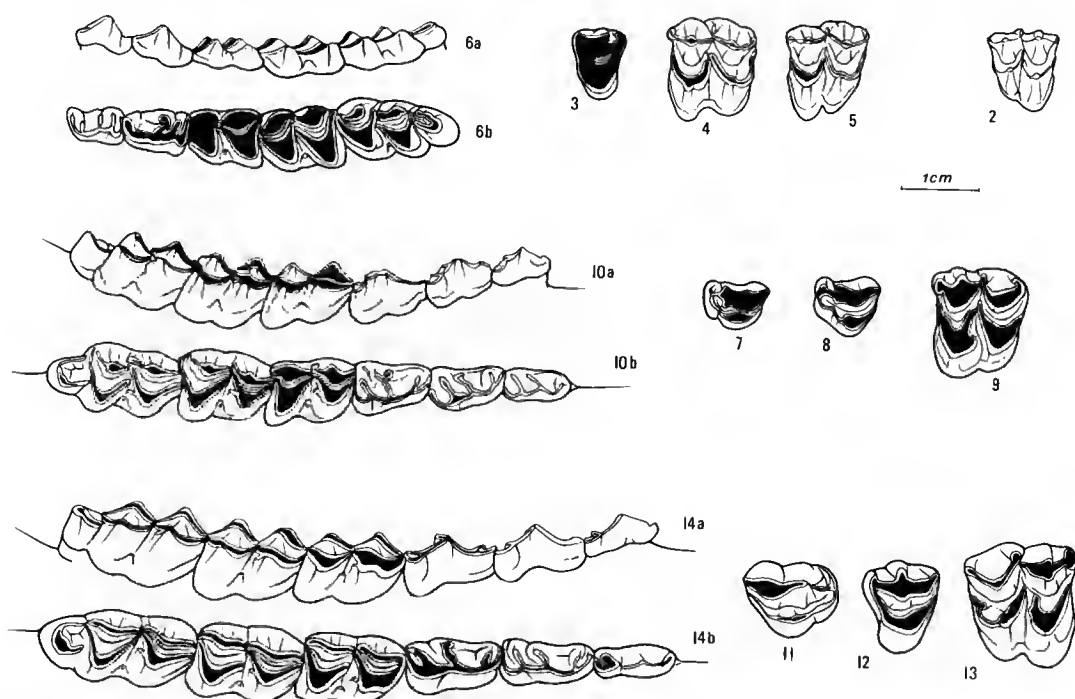


FIG. 2. — *Amphitragulus* cf. *boulangeri*, M<sup>3</sup> droite (BEI 317), face occlusale.

FIG. 3-6. — *Andegameryx andegaviensis* : 3, P<sup>4</sup> droite (BBX 113), face occlusale ; 4, molaire supérieure gauche (BBX 33), face occlusale ; 5, molaire supérieure gauche (BBX 138), face occlusale ; 6, hémimandibule gauche avec P<sub>1</sub>-M<sub>3</sub> (BEI 727) : a, face labiale ; b, face occlusale.

FIG. 7-10. — *Procervulus dichotomus savignensis* n. ssp. : 7, P<sup>2</sup> gauche (BBX 100), face occlusale ; 8, P<sup>3</sup> gauche (BBX 120), face occlusale ; 9, molaire supérieure gauche (BEI 2), face occlusale ; 10, hémimandibule droite avec P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> (BEI 193) : a, face labiale ; b, face occlusale.

FIG. 11-14. — *Lagomeryx praestans* : 11, P<sup>3</sup> droite (BBX 63), face occlusale ; 12, P<sup>4</sup> gauche (BBX 128), face occlusale ; 13, molaire supérieure droite (BEI 315), face occlusale ; 14, hémimandibule droite avec P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> (BEI 284) : a, face labiale ; b, face occlusale.

Toutes les figures de 2 à 14 sont schématiques et en grandeur naturelle.

## DESCRIPTION

**Bois :** Le fragment conservé comprend deux andouillers faisant entre eux une fourche très ouverte, avec un angle approchant de 90°. Ces deux pointes correspondent bien à l'andouiller antérieur et à l'andouiller interne du bois de *Lagomeryx praestans* de Chitenay figuré par STEHLIN (1937, fig. 11). Du côté interne, le bois s'évase largement et porte un renflement médian. Une telle disposition se retrouve chez des bois de la même espèce mais plus âgés, en particulier la pièce type de l'espèce, (STEHLIN, 1937, fig. 10) qui provient aussi de Chitenay.

**Denture :** Les dents attribuées à cette forme sont brachyodontes, à émail chagriné et forment entre elles un ensemble homogène par la taille. Elles correspondent au plus grand Ruminant du gisement.

### *Dents supérieures*

Les dents supérieures sont toutes des pièces isolées, P<sup>2</sup> est allongée et ressemble de près à son homologue de *Dicrocerus elegans*. Le paracône est fort, bien marqué sur la muraille externe et en position relativement antérieure (même un peu plus en avant que chez *Dicrocerus elegans*). Le parastyle est aussi en nette saillie sur la muraille externe, déterminant un sillon profond avec le pilier du paracône. Ce pilier est plus vertical que chez *Dicrocerus elegans* et *Procervulus dichotomus*. En arrière de celui-ci, le sillon le séparant du métacône est beaucoup plus effacé. La muraille interne est continue, modérément renflée lingualemment. Le sillon médian est profond. Les crêtes transversales accessoires, marquant les faces linguales du paracône et du métacône, sont moins marquées que chez *Dicrocerus elegans*.

La P<sup>4</sup> est triangulaire, plus courte lingualemment que chez *Dicrocerus elegans* et moins symétrique par rapport à un axe transversal par suite du moindre développement de l'hypocône. Le parastyle et le paracône sont bien développés. Le paracône est plus profondément marqué sur la muraille externe que chez *Dicrocerus* et *Procervulus*. Il n'y a pas de cingulum basal interne ni de renflement de la muraille linguale à l'emplacement de l'hypocône.

Les molaires supérieures ressemblent à celles de *Dicrocerus elegans* mais s'en distinguent par l'effacement du pilier du métacône sur la muraille externe et par l'absence du pli protoconal, l'aile postérieure du croissant antéro-interne n'étant pas dédoublée.

### *Dents inférieures*

Les prémolaires inférieures sont au nombre de trois. Il n'y a pas de P<sub>1</sub>. P<sub>2</sub> est biradiculée. Elle est nettement plus étroite que chez *Amphitragulus aurelianensis*, *Procervulus dichotomus* et *Dicrocerus elegans*. D'avant en arrière on distingue un parastylide simple, ponctiforme et bien marqué, un protoconide dominant en position légèrement antérieure, un métaconide formé par une fine aile partant de cette pointe protoconide et se dirigeant légèrement vers l'arrière, un hypoconide bien marqué, en relief arrondi sur la muraille externe, enfin un entoconide et un entostylide aussi développés l'un que l'autre, et atteignant le bord lingual de la dent.

P<sub>3</sub> est beaucoup plus étroite que chez *Dicrocerus elegans*. Elle est aussi plus étroite et

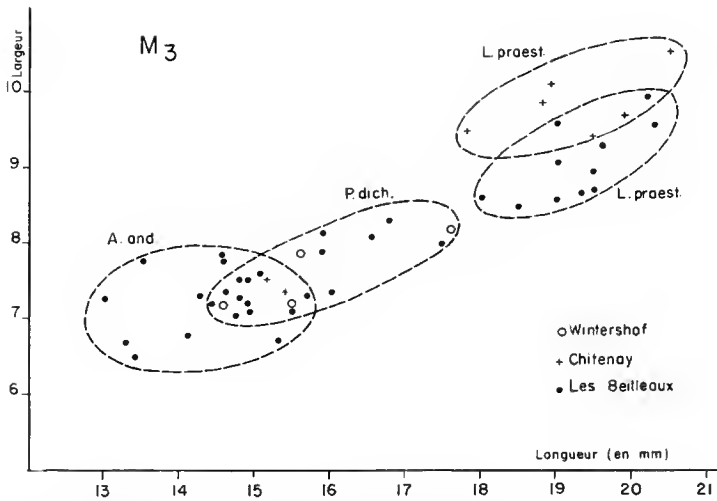


FIG. 15. — Représentation graphique de la dernière molaire inférieure d'*Andegameryx andegaviensis* (A. and.), *Procervulus dichotomus* (P. dich.) et *Lagomeryx praestans* (L. praest.)

allongée que chez *Procervulus dichotomus*. L'avant est subdivisé en parastylide et paraconide, le métaconide est une lame plus oblique en arrière que sur la P<sub>2</sub>, le sillon externe séparant le protoconide de l'hypoconide est plus fortement marqué que chez *Dicrocerus elegans* et *Procervulus dichotomus*. Entoconide et entostylide sont bien développés et atteignent le bord lingual de la dent.

La P<sub>4</sub> est plus étroite et curieusement plus courte que son homologue de *D. elegans*, la partie antérieure de la dent étant nettement plus raccourcie. Le métaconide est plus développé que sur P<sub>3</sub>, avec formation d'un pilier vertical à son extrémité. L'entostylide ne rejoint pas le bord lingual de la dent, comme chez *Dicrocerus elegans*.

Les molaires inférieures sont simples, présentent un pli paléomeryx et un pilier interlobaire labial. Sur la face linguale, le mésostylide est beaucoup moins proéminent que chez *D. elegans*, *P. dichotomus* et *A. aurelianensis*.

#### RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

A Chitenay, d'où provient le bois type de *Lagomeryx praestans*, plusieurs mandibules plus ou moins complètes ont été autrefois découvertes, et conservées aujourd'hui au Musée de Bâle et à celui de Blois. Ce matériel est très homogène. Par rapport à celui des Beilleaux on notera quelques différences : prémolaires légèrement plus courtes, métaconide de P<sub>4</sub> plus différencié, mésostylide des molaires inférieures plus développé. Cependant, les prémolaires de Chitenay et des Beilleaux montrent en commun, par rapport aux pièces de *Dicrocère* de Sansan, une moindre différence de largeur entre l'avant et l'arrière de chaque dent, le profil occlusal étant toujours inscrit plus dans un rectangle que dans un triangle, et il n'y a pas de pilier externe entre le deuxième et le troisième lobe de la M<sub>3</sub>. Les pièces de Chitenay et des

Beilleaux paraissent donc bien relever du même ensemble ; la détermination de *Lagomeryx praestans* s'impose d'elle-même.

Famille CERVIDAE Gray, 1821

Cette famille est caractérisée par la présence d'un pli protoconal sur les molaires supérieures. Constant au Miocène et au Pliocène inférieur, ce caractère disparaît progressivement au cours du Villafranchien. Présence aussi d'appendices frontaux caducs.

Genre **PROCERVULUS** Gaudry, 1878

**Procervulus dichotomus** (Gervais, 1859)

**Procervulus dichotomus savignensis** nov.ssp.

DIAGNOSE : *Procervulus* de taille intermédiaire entre *P. dichotomus dichotomus* et *P. dichotomus praelucinus*, à  $P_2$  et  $P_3$  proportionnellement plus longues que chez ces deux formes et à molaires supérieures plus carrées en profil occlusal que chez *P. d. praelucinus*.

TYPE : Hémimandibule droite avec  $P_2$ - $M_1$ .  $P_2 = 8,8 \times 4,2$  ;  $P_3 = 9,2 \times 4,8$  ;  $P_4 = 9,5 \times 9,3$  ;  $M_1 = 10,0 \times 7,3$  ;  $M_2 = 11,5 \times 8,4$  ;  $M_3 = 15,9 \times 8,2$  (BEI 193).

LOCALITÉ TYPE : Sables continentaux des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire).

DERIVATIO NOMINIS : De Savigné-sur-Lathan, la localité type.

MATÉRIEL : 7 mandibules, 2 dents inférieures et 4 supérieures isolées.  $D^2 : 8,7 \times 5,5$  ;  $P^2 : 9,2 \times 6,5$  ;  $P^3 : 9,5 \times 8,1$ .

TABLEAU III. — Mesures (en millimètres) des dents jugales inférieures de *Procervulus dichotomus savignensis*.

	N	LONGUEUR			N	LARGEUR		
		min	moy	max		min	moy	max
$P_2$	3	8,6	9,1	9,9	3	4,0	4,5	5,3
$P_3$	4	9,0	9,475	9,9	4	4,8	5,4	6,3
$P_4$	6	9,1	9,88	10,4	6	4,2	5,41	6,2
$M_1$	6	9,5	10,4	11,5	6	6,9	7,65	9,3
$M_2$	6	11,0	11,58	12,2	6	7,6	8,1	8,6
$M_3$	6	15,7	16,15	16,8	6	7,3	7,85	8,3

Nous associerons en une même espèce des dents supérieures et inférieures isolées ainsi que quelques mandibules qui présentent d'une part une taille intermédiaire entre les deux

plus grandes formes décrites précédemment (*Lagomeryx praestans* et *Andegameryx andegaviensis*), d'autre part des caractères anatomiques très particuliers : pli protoconal aux molaires supérieures, perte de  $P_1$  à la mandibule et autres prémolaires plus courtes que chez *L. praestans*.

## DESCRIPTION

### *Dents supérieures*

Trois prémolaires,  $D^2$ ,  $P^2$  et  $P^3$ , ont été retrouvées. Elles ont la même morphologie que leurs correspondantes de *Procervulus dichotomus* de Bézian à La Romieu. Elles sont un peu plus petites. Il en est de même des molaires. Celles-ci sont un peu plus petites que celles de *Lagomeryx praestans* et plus grandes que celles attribuées à *Andegameryx andegaviensis*. Elles se distinguent morphologiquement des unes comme des autres par la présence d'un pli protoconal extrêmement net. Le mésostyle est aussi plus fortement marqué et l'avant du paracône est parfois dédoublé sur la face labiale, par exagération du pilier du paracône. Le pilier du métacône est plus saillant que chez le grand *Lagomeryx*. Ces molaires sont larges comme celles des *Lagomeryx* et non allongées comme celles d'*Andegameryx* et de *Procervulus dichotomus praelucinus*. L'émail est chagriné ; il reste un rudiment de cingulum lingual à l'avant du protocône, et un fort pilier interne.

### *Dents inférieures*

Les prémolaires inférieures sont au nombre de trois. Elles sont toutes plus épaisses que leurs correspondantes chez *Lagomeryx praestans* et *Procervulus dichotomus*, tant *P. d. dichotomus* que *P. d. praelucinus*.  $P_2$  est bien formée, avec un paraconide bien séparé du protoconide comme sur les autres prémolaires, un protoconide haut, un métaconide encore bien individualisé (qui fait défaut chez *L. praestans*) et un hypoconide d'où partent perpendiculairement à l'axe de la dent une lame entoconide et, plus courte, une lame entostylide. Un petit cingulum lingual court au pied de la vallée ouverte entre le paraconide et le protoconide.  $P_3$  est bâtie sur le même modèle, mais en plus grand, large et massif. Il en est de même pour la  $P_4$ , qui montre en plus un métaconide plus épais et en position plus antérieure, une vallée antérieure (ouverte lingualement entre le protoconide et le paraconide) plus large, un entoconide formé par deux lames se relayant, et la présence, sur la face labiale, d'un fort sillon entre le protoconide et l'hypoconide.

Les molaires sont simples, avec les quatre tubercules principaux ne se différenciant pas de ceux des *Lagomerycidae* ou des *Cervidae* du Miocène inférieur, le mésostylide est faible (quoique plus développé que chez *L. praestans*) et il y a un pli paléomeryx. La  $M_3$  présente enfin un troisième lobe qui rappelle plus, par sa largeur et sa simplicité, celui de *Lagomeryx* que d'*Andegameryx*.

## RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

L'importance de la  $P_2$  et la largeur des prémolaires inférieures sont des caractères primitifs. On sera donc tenté de voir dans ce Ruminant des Beilleaux la forme la plus primi-

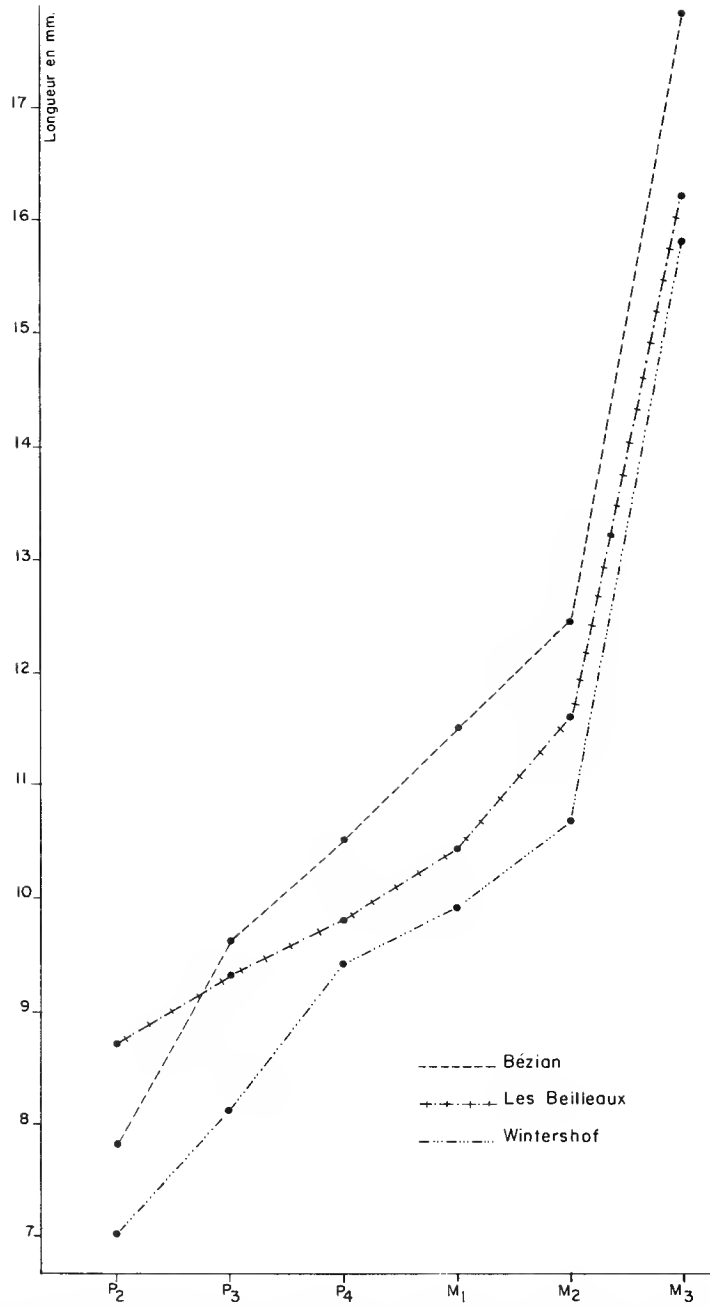


FIG. 16. — Représentation graphique des longueurs des dents jugales inférieures de *Procervulus dichotomus dichotomus* (Bézian), *Procervulus dichotomus savignensis* (Les Beilleux) et *Procervulus dichotomus praelucinus* (Wintershof-West).

tive de *Procervulus dichotomus*. A l'encontre de ce point de vue, on peut alléguer que la taille de la forme ligérienne est légèrement supérieure à celle de la forme bavaroise (encore que la plus grande M<sub>3</sub> connue appartienne à cette dernière), et que le profil occlusal plus carré des molaires supérieures des Beilleaux est un caractère progressif. Il faut donc peut-être voir dans ce Ruminant des Beilleaux une forme certes primitive, mais non l'ancêtre direct de la forme bavaroise.

# Famille indéterminée

## Genre ANDEGAMERYX Ginsburg, 1971

### *Andegameryx andegaviensis* Ginsburg, 1971

MATÉRIEL ET MESURES (en millimètres) : 9 mandibules, 21 dents inférieures et 1 supérieure isolée. P<sup>4</sup> = 9,5 × 7,5.

*Andegameryx* a été placé par L. GINSBURG (1970), avec un certain doute, parmi les Hypertragulidae, en raison des caractères très primitifs de sa denture inférieure. La découverte récente, par J. MORALES et D. SORIA, dans un gisement du sud de l'Espagne, d'appendices frontaux pouvant lui être attribués, rend moins plausible cette attribution. Aussi, en attendant une étude précise des matériaux espagnols, nous laisserons *Andegameryx* en nomenclature ouverte au niveau de la famille.

TABEAU IV. — Mesures (en millimètres) des dents jugales inférieures d'*Andegameryx andegaviensis*.

	N	LONGUEUR			LARGEUR		
		min	moy	max	min	moy	max
P <sub>1</sub>	1		5,2			2,3	
P <sub>2</sub>	0						
P <sub>3</sub>	3	7,3	7,43	7,5	4,2	4,3	4,4
P <sub>4</sub>	10	7,2	8,43	9,3	4,5	5,13	5,4
M <sub>1</sub>	10	7,6	8,98	9,8	6,2	6,79	7,7
M <sub>2</sub>	9	8,8	10,34	11,6	6,9	7,43	8,0
M <sub>3</sub>	18	13,0	14,38	15,3	6,5	7,25	7,8

## DESCRIPTION

### *Dents supérieures*

Les dents sont brachyodontes et leur émail est finement chagriné.

La P<sup>4</sup> est triangulaire, allongée transversalement, bâtie sur le type de celle attribuée à *Lagomeryx praestans*. La muraille interne est bien dissymétrique par rapport à un axe trans-

versal par suite du faible développement de l'hypocône. Les molaires supérieures sont dépourvues de pli protoconal. L'aile postérieure du protocône est simple et remonte transversalement vers le centre de la dent, convergeant vers l'aile antérieure de l'hypocône. Entre ces deux tubercules, le pilier interne (ectostyle) est faible. Sur la muraille externe, le pilier du paracône forme un fort relief, ainsi que le mésostyle. Par contre, le pilier du métacône, quoique bien net, est plus faiblement indiqué.

### *Dents inférieures*

Les prémolaires inférieures sont au nombre de quatre. Toutes sont biradiculées et de plus en plus grandes vers l'arrière. P<sub>1</sub> et P<sub>2</sub> ne sont connues que par leurs alvéoles. P<sub>3</sub> est une dent trapue, ramassée sur elle-même. Le paraconide est presque perpendiculaire à l'axe longitudinal de la dent. Il est accompagné d'un petit parastylide. La vallée linguale située entre l'ensemble paraconide-parastylide et le protoconide est très fermée. Le métaconide est réduit à une lame oblique ou perpendiculaire à l'axe longitudinal de la dent selon les spécimens. En arrière, l'entoconide est important et doublé d'un entoconulide. Ces deux éléments sont d'orientation nettement transversale. Sur la muraille externe, le sillon postérieur est bien marqué. La P<sub>4</sub> est comme la dent précédente relativement courte et trapue. Il n'y a pas de parastylide mais un paraconide aigu, à direction presque transversale. Le métaconide est formé d'un pilier bien vertical relié au protoconide par une lame oblique. La partie postérieure de la dent est courte, avec un entoconide et un entoconulide minces. Selon les spécimens, l'un ou l'autre de ces éléments est prédominant. Sur la muraille externe, le sillon séparant le protoconide de l'hypoconide est très profond et en position très reculée.

Les molaires inférieures sont simples, possèdent un pli paléomeryx et un pilier médian externe. Sur la muraille interne, le métaconide et l'entoconide ne sont pas décalés l'un par rapport à l'autre et il n'y a pas de métastylide, à la différence d'*Amphitragulus*, *Lagomeryx*, *Procervulus* et *Dicrocerus*. Sur M<sub>3</sub>, le dernier lobe est très étroit.

### RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Les dents inférieures, de P<sub>4</sub> à M<sub>3</sub>, sont pratiquement identiques aux dents homologues de la mandibule type d'*Andegameryx andegaviensis*. Nous noterons en particulier la morphologie de la P<sub>4</sub>, trapue, au paraconide mince, talonide court, sillon externe profond ; de même l'absence de métastylide aux molaires et le resserrement du troisième lobe de M<sub>3</sub> sont caractéristiques. Nous avons associé à ces dents inférieures quelques dents supérieures leur correspondant par la taille. Ces dents, dépourvues de pli protoconal, dénotent l'appartenance de cette forme à un groupe de Cervoidea relativement primitif. L. GINSBURG (1971) avait tenté d'associer à la mandibule type un bois de petite taille provenant du Miocène moyen du Steiermark (Autriche) et rapporté par THENIUS (1950) à *Euprox minimus*. En fait, *Andegameryx andegaviensis* n'a été retrouvé que dans les sables continentaux des Beilleaux et de Pontigné, à Chitenay, et, à l'état remanié, dans les faluns de la Touraine et de l'Anjou au nord de la Loire. A Wintershof-West, est connue une forme très voisine, *Andegameryx serum*. A Pontigné, GINSBURG *et alii* (1982) ont daté les sables continentaux sous-jacents aux faluns à la zone MN4, en s'appuyant sur la coexistence de Mastodontes primi-



tifs avec *Brachyodus onodeus*, *Diaceratherium aurelianensis* et *Protaceratherium minutum*. En fait, les restes de Mastodontes ont été trouvés au sommet des couches sableuses, dans une sorte de sable induré un peu différent. Mais, selon les recherches nouvelles de TASSY (*in litteris*), les caractères de primitivité du *Zygodolophodon* de Pontigné ne signifient rien pour l'âge car on les retrouve chez des spécimens beaucoup plus récents. On est donc amené à séparer le niveau à Mastodontes de Pontigné d'avec les couches plus profondes, que nous serons tentés de paralléliser avec celles des Beilleaux. Ainsi, *Andegameryx* apparaît comme une forme uniquement cantonnée dans la MN3.

## CONCLUSIONS

La liste des ruminants des Beilleaux est finalement la suivante :

*Cainotherium laticurvatum ligericum* nov. ssp.  
*Amphitragulus* cf. *boulangeri* Pomel  
*Lagomeryx praestans* Stehlin  
*Procervulus dichotomus savignensis* nov. ssp.  
*Andegameryx andegaviensis* Ginsburg

Nous comparerons cette liste avec celles de Chitenay et de Wintershof-West afin d'établir des comparaisons chronostratigraphiques.

	Chitenay	Beilleaux	Wintershof
<i>Cainotherium laticurvatum ligericum</i>	+	+	
<i>Cainotherium bavaricum</i>			+
<i>Amphitragulus</i> cf. <i>boulangeri</i>	+	+	+
<i>Lagomeryx praestans</i>	+	+	
<i>Lagomeryx parvulus</i>			+
<i>Procervulus dichotomus savignensis</i>	?	+	
<i>Procervulus dichotomus praelucinus</i>			+
<i>Palaeomeryx</i> aff. <i>kaupi</i>	+	?	+
<i>Andegameryx andegaviensis</i>	+	+	
<i>Andegameryx serum</i>			+

Les deux *Cainotherium* appartiennent à deux lignées différentes. La réduction de taille étant générale à l'Orléanien en Europe, comme on l'a vu plus haut, la plus petite taille de la population de Wintershof-West pourrait indiquer un âge plus récent.

Le grand *Lagomeryx* (*L. praestans*) n'existe qu'aux Beilleaux et à Chitenay. Son absence à Wintershof-West et dans tous les gisements plus récents suggère fortement qu'il a disparu dès le niveau de Wintershof, qui donc serait plus récent que Chitenay et Les Beilleaux. On pourrait être tenté à première vue d'interpréter dans le même sens la présence d'*Andegameryx andegaviensis* à Chitenay et Les Beilleaux et celle d'une autre espèce (*A. serum*) à Wintershof-West. Mais cette dernière paraît plus primitive et l'argument ne tient donc pas. On doit plutôt interpréter cette différence spécifique comme celle des deux lignées de *Cainotherium* : il y avait en Europe à l'Orléanien des bassins bien individualisés au niveau faunistique. La comparaison entre les *Procervulus* des deux gisements est aussi

problématique, les deux formes appartenant sans doute à des lignées différentes. Celui des Beilleaux paraît un peu plus évolué par la taille et la morphologie de ses molaires supérieures mais bien plus primitif par la taille des prémolaires.

Par contre, l'absence de *Palaeomeryx* aux Beilleaux n'est pas significative. On a retrouvé, en effet, à Pontigné, dans le falun, un calcanéum absolument identique, tant par la taille que par la morphologie, à celui de Chitenay signalé jadis par MAYET (1908, pl. IV, fig. 13) sous le nom de *Palaeomeryx kaupi*. Ces deux calcanéums sont nettement plus petits que ceux du *Palaeomeryx kaupi* d'Artenay et pourraient s'accorder aisément aux dents de *Palaeomeryx*, un peu plus petites que celles d'Artenay et de Georgensmund, trouvées à Wintershof-West et décrites par OBERGFELL (1957) sous le nom de *Palaeomeryx* aff. *kaupi*. Le calcanéum de Pontigné doit donc selon toute vraisemblance être remanié du niveau inférieur des sables continentaux à *Andegameryx andegaviensis*, sables formant en Indre-et-Loire et Maine-et-Loire une nappe discontinue sous le falun et qui a livré le gisement des Beilleaux.

A l'inverse, l'Équidé *Anchitherium aurelianense* est inconnu à Chitenay et aux Beilleaux et apparaît pour la première fois à Wintershof-West (ABUSCH-SIEWERT, 1983). Chez les Rongeurs, le Gliridé *Peridyromys occitanicus*, typique de Laugnac et considéré comme fin de lignée (DE BONIS, 1973) est présent — et même très abondant — aux Beilleaux alors qu'il est totalement inconnu à Wintershof-West et dans tous les gisements plus récents. Ces résultats confirment les conclusions auxquelles nous étions arrivés au terme de notre étude sur les Carnivores des Beilleaux (*op. cit.*, 1981) et tendant à montrer que le gisement de Wintershof-West est légèrement plus récent que notre gisement ligérien.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABUSCH-SIEWERT, S., 1983. — Gebissmorphologische Untersuchungen an eurasiatischen *Anchitherium* (Equidae, Mammalia) unter besonderer Berücksichtigung der Fundstelle Sandelzhausen. *Courrier Forschungsinstitut Senckenberg*, Frankfurt/Main, **62** : 1-401.
- ANTUNES, M. TELLES, 1960. — Notes sur la géologie et la paléontologie du Miocène de Lisbonne. I — Stratigraphie et faunes de Mammifères terrestres. *Bolm. Soc. Geol. Portugal*, Lisboa, **13** : 257-267.
- 1961. — *Ibid.* III — *Cainotherium*. *Ibid.*, **14** : 73-82.
- ANTUNES, M. TELLES, L. GINSBURG, J. R. TORQUATO & M. L. UBALDO, 1973. — Age des couches à Mammifères de la basse vallée du Tage (Portugal) et de la Loire moyenne (France). *C. r. hebdom. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **277**, D : 2313-2316.
- BAUDELLOT, S., & F. CROUZEL, 1974. — La faune burdigalienne des gisements d'Espira-du-Conflent (Pyrénées-Orientales). *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **110** (3-4) : 311-326.
- BERGER, F. E., 1958. — Untersuchungen an Schädel und gebissresten von Cainotheriidae besonders aus den oberoligocänen Spaltenfüllungen von Gaimersheim bei Ingolstadt. *Palaeontographica*, (A), Stuttgart, **112** (1-4) : 1-58.
- BONIS, L. DE, 1973. — Contribution à l'étude des Mammifères de l'Aquitaniens de l'Agenais. Rongeurs — Carnivores — Périssodactyles. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, C, **28** : 1-192.
- CABARD, P., J. HUIN et J. P. LOCHER, 1980. — Le *Brachyodus onoideus* (Gervais, 1869) (Mammalia, Anthracotheriidae) des Beilleaux, Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Naturalistes orléans*, 3<sup>e</sup> sér., (32) : 11-17, 8 fig.

- COLLIER, A., & J. HUIN, 1979. — Découverte d'un gisement d'âge burdigalien inférieur dans les sables sous-jacents aux Faluns de la Touraine. Étude de la faune de Rongeurs et intérêt biostratigraphique. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **289**, D : 249-252.
- CRUSAFONT, M., J. M. DE VILLALTA & J. TRUYOLS, 1955. — El Burdigaliense continental de la cuenca del Valles-Penedés. *Mems. Comun. Inst. geol., Barcelona*, **3** : 1-272.
- GINSBURG, L., 1970 (1971). — Un ruminant nouveau des faluns miocènes de la Touraine et de l'Anjou. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2<sup>e</sup> sér., **42** (5) : 996-1002.
- GINSBURG, L., M. BONNEAU, H. BUCHER, E. BUGE, H. DINEUR, P. JANVIER, P. TASSY & M.-T. VENEC-PEYRE, 1982. — Les faunes de Mammifères des sables continentaux miocènes inférieurs du synclinal d'Esves au Nord de la Loire. *Bull. Soc. géol. Fr., Paris*, (7), **24** (2) : 403-406.
- GINSBURG, L., J. HUIN & J.-P. LOCHER, 1981. — Les Carnivores du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., **3** (2) : 183-194.
- GINSBURG, L., J. HUIN & J.-P. LOCHER, 1982. — Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Ibid.*, 4<sup>e</sup> sér. **3** (4) : 345-361.
- HEIZMANN, E. P., 1983. — Die Gattung *Cainotherium* (Cainotheriidae) in Orleanium und im Astacium Süddeutschlands. *Eclog. geol. Helv.*, Basel, **76** (3) : 781-825.
- MAYET, L., 1908. — Étude des Mammifères miocènes des sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. *Annls Univ. Lyon*, 1, n.s. (24) : 1-336.
- MEIN, P., 1977. — Biostratigraphical subdivision for continental Mediterranean Neogene. *Trab. s. Neogeno-Cuatern.*, Madrid, **7** : 21.
- OVERGFEHL, F., 1957. — Vergleichende Untersuchungen an Dentitionen und dentale Altburdigaler Cerviden von Wintershof-West in Bayern und Rezenten Cervidae (eine phylogenetische Studie). *Palaeontographica* (A), Stuttgart, **109** : 71-166.
- ROMAN, F., & J. VIRET, 1934. — La faune des Mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). *Mém. Soc. géol. Fr., Paris*, n. s., **9** (2-3), n° 21 : 1-67.
- STEHLIN, H. G., 1937. — Bemerkungen über die miocaenen Hirschgenera *Stephanocemas* und *Lagomeryx*. *Verh. naturf. Ges. Basel*, **48** : 193-214.
- 1939. — *Dicrocerus elegans* Lartet und sein geweihwechsel. *Eclog. geol. Helv.*, Basel, **32** (2) : 162-179.
- THENIUS, E., 1950. — Die Tertiären Lagomeryciden und Cerviden der Steiermarck. *Sber. öst. Akad. Wiss. (Math. naturwiss. Kl.)*, Wien, **1** (159) : 219-254.
- WEBB, D., & B. E. TAYLOR, 1980. — The phylogeny of Hornless Ruminants and a description of the cranium of *Archaeomeryx*. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York., **163** (3) : 117-158.

PLANCHE I

*Cainotherium laticurvatum ligericum* nov. ssp.

- 1 — Maxillaire gauche avec P<sup>3</sup>-M<sup>2</sup> (BEI 443), vue occlusale stéréoscopique (× 1,5).
- 2 — Maxillaire gauche avec P<sup>1</sup>-P<sup>3</sup> (BEI 322) : a, vue linguale ; b, vue labiale (× 2).
- 3 — Hémimandibule droite avec P<sub>1</sub>-P<sub>3</sub> (BEI 517), face linguale (× 2).
- 4 — Hémimandibule gauche avec C-P<sub>3</sub> (BEI 439) : a, face linguale ; b, face labiale (× 2).
- 5 — Hémimandibule droite avec P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub> (BEI 479) : a, vue occlusale stéréoscopique (× 1,5) ; b, face labiale (× 2).
- 6 — Hémimandibule gauche avec P<sub>4</sub>-M<sub>3</sub> : a, vue occlusale stéréoscopique (× 1,5) ; b, face labiale (× 2).



1



6a



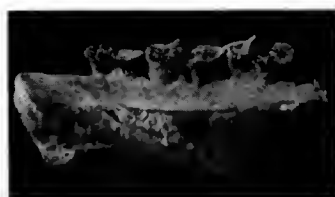
5a



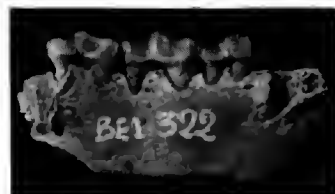
5b



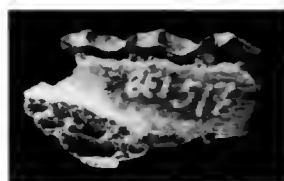
6b



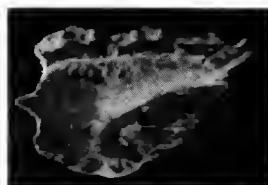
2a



2b



3



4a



4b





## Contribution à la connaissance des Mammifères de Robiac (Éocène supérieur) : Creodonta et Carnivora

par Christian MATHIS

**Résumé.** — Trois espèces de Créodontes (*Prototomus* ? aff. *minor*, *Paracynohyaenodon* cf. *schlosseri*, *Paroxyaena* cf. *galliae*) et une espèce de Carnivore (*Paramiacis exilis* nov. gen.) viennent compléter la liste faunique du gisement-repère de Robiac. Les échantillons récoltés à Robiac et dans divers gisements du Quercy permettent de séparer génériquement les spécimens de l'Éocène supérieur européen, du genre *Miacis* Cope auquel ils étaient classiquement attribués depuis TEILHARD DE CHARDIN ; ils sont rassemblés dans le genre *Paramiacis* nov. gen. La distinction par ce dernier auteur de deux formes au sein de l'espèce *Paramiacis exilis* (Filhol) est revalidée.

**Abstract.** — Three species of Creodonta (*Prototomus* ? aff. *minor*, *Paracynohyaenodon* cf. *schlosseri*, *Paroxyaena* cf. *galliae*) and one species of Carnivora (*Paramiacis exilis* nov. gen.) are added to the listed fauna of the Robiac site. The teeth collected at Robiac and from various other sites in the phosphorites of Quercy prove the European Upper Eocene specimens to be generically distinct from the genus *Miacis* Cope, to which they have traditionally been attributed since TEILHARD DE CHARDIN ; they are now grouped under the *Paramiacis* nov. gen. TEILHARD's distinction of two separate forms within the *Paramiacis exilis* species is revalidated.

C. MATHIS, 9, parc de la Paule, Echenoz-la-Méline, 70000 Vesoul.

---

### INTRODUCTION

L'étude qui suit se propose, d'une part, de faire connaître l'existence de pièces intéressantes ou rares, dispersées dans plusieurs collections privées et, d'autre part, à partir de ces documents, de contribuer à la connaissance des Créodontes et Carnivores représentés à Robiac, complétant ainsi la liste faunique déjà longue de ce gisement exceptionnel.

Depuis la monographie de SUDRE (1969 ; o. c.), plusieurs publications se sont intéressées à la faune de Robiac, soit comme sujet principal, soit à l'occasion d'études portant sur des thèmes plus généraux, mais rares sont celles concernant les Créodontes et les Carnivores, si bien qu'avant la présente note, leur liste s'établissait ainsi :

Créodontes : *Hyaenodon* aff. *heberti* Filhol.

Carnivores : *Quercygale angustidens* (Filhol) ; *Simanphicyon helveticus* (Pictet et Humbert).

B. LANGE-BADRÉ cite en outre, avec doute, l'espèce *Pterodon dasyuroides* Blainville, identifiée sur un fragment de P<sub>4</sub> (LANGE-BADRÉ, 1979 : 82).

A l'exception d'une remarque à propos de l'unique spécimen rapporté à *Hyaenodon*, il ne sera pas question de ces espèces dans ce travail.

Dans le même temps, les recherches sur le terrain se sont poursuivies et quelques amateurs, par une utilisation systématique du lavage-tamissage, ont traité ensemble plusieurs tonnes de sédiments de différents niveaux et ont ainsi constitué des collections fort riches, renfermant parfois des espèces totalement inédites dans ce gisement. Leurs spécimens font l'objet de la présente étude. Chacun d'eux s'efforcera de faciliter l'accès à sa collection à tout chercheur intéressé.

La terminologie dentaire utilisée est celle proposée par VAN VALEN (1965).

Les mesures sont données en millimètres.

Tous les spécimens décrits proviennent du locus dénommé Robiac-Nord et, sauf indication contraire, les spécimens figurés proviennent de ce gisement.

## Ordre CREODONTA

Famille HYAENODONTIDAE Leidy, 1869

Sous-famille PROVIVERRINAE Matthew, 1909

Genre **PROTOTOMUS** Cope, 1874

**Prototomus ? aff. minor** (Filhol, 1877)

**MATÉRIEL ATTRIBUÉ :** Une mandibule gauche portant  $P_3$ , la base de  $P_4$ ,  $M_2$  et  $M_3$  (coll. MICHEL, Rob 1). — Un fragment de maxillaire gauche portant  $P^4$  et la partie interne de  $M^1$  (Rbn 67) ; la partie externe d'une molaire supérieure gauche ( $M^2 ?$ ) (Rbn 68) ; une  $M^3$  gauche (Rbn 69). Ces divers éléments, trouvés en une seule opération de lavage-tamissage, appartiennent probablement au même individu (coll. MATHIS). — Une molaire supérieure droite ( $M^2$ ) très abîmée (coll. LAMAUD, Ro 2).

**DIMENSIONS :** Voir tableau I.

### DESCRIPTION

*Denture inférieure* (fig. 1 a, b, c)

La mandibule dont la hauteur est assez constante de  $P_3$  à  $M_3$  (10 mm sous  $M_2$ , 9 mm sous  $P_3$ ) semble s'effiler vers l'avant. Son profil inférieur présente une légère et régulière courbure convexe. On note la présence d'un foramen mentonnier sous la pointe principale de  $P_3$ .

Un alvéole dentaire conservé en avant de  $P_3$  permet d'évaluer la longueur du diastème entre  $P_2$  et  $P_3$  à environ 2,5 mm.

$P_3$  est une dent simple, relativement allongée et large, à l'émail plissé. Le cingulum est continu et bien marqué, particulièrement sur la face externe ; il est seulement légèrement



effacé dans la partie moyenne de la face interne. Il se relève antérieurement en un petit parastylide et postérieurement en une ébauche de talon présentant deux cuspidioles, l'une dans le prolongement de la pointe principale, la seconde se détachant du rebord lingual.

Séparée de  $P_3$  par un espace de l'ordre du millimètre,  $P_4$  devait être moins longue que celle-ci ; le parastylide y est mieux marqué.

Les molaires inférieures sont jointives et même chevauchantes. Les trigonides présentent un stade morphologique assez primitif ; le « V » dessiné par les trois sommets y est néanmoins plus ouvert que dans le genre *Proviverra*. Le paraconide, légèrement comprimé en une courte lame presque transverse, est à peine moins élevé que le métaconide. Un cingulum court mais très net s'y remarque dans sa partie antéro-externe. Le trigonide de  $M_3$  est plus large que celui de  $M_2$  (3,6 mm contre 3 mm), la base du protoconide étant nettement saillante sur la face externe de la molaire la plus postérieure.

Les talonides sont creux, relativement courts et trituberculés. Celui de  $M_3$ , bien que légèrement moins large que sur  $M_2$ , n'est pas vraiment réduit. L'hypoconulide est, sur les deux molaires, la cuspide la plus haute ; il est en position postéro-médiane. L'entoconide en est plus proche que l'hypoconide et sur  $M_3$  en est mal séparé. Ce dernier sommet forme une petite crête épaisse en forme de « V ». La crista obliqua rejoint la paroi postérieure du trigonide presque à la verticale du protoconide. On note encore une très petite cuspide dans l'échancrure située antérieurement à l'entoconide.

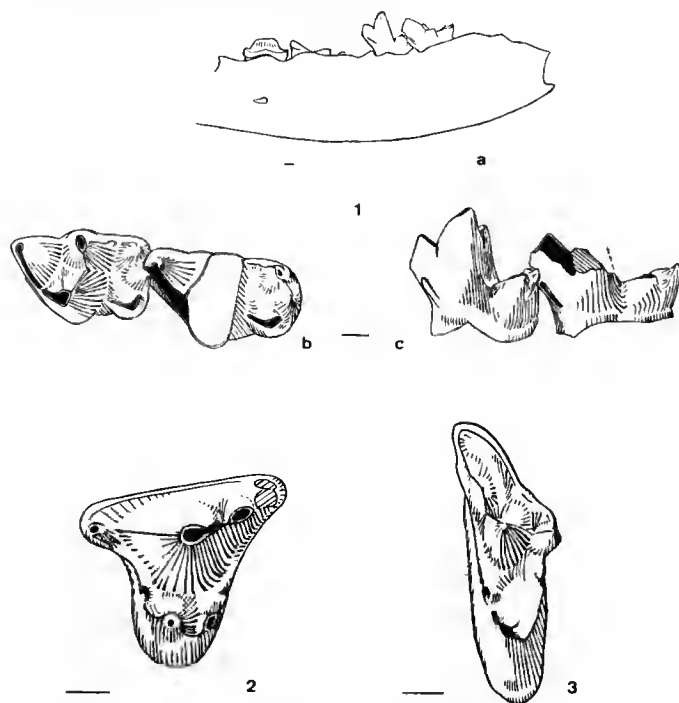


FIG. 1-3. — *Prototomus* aff. *minor* (Filhol) : 1, mandibule gauche (coll. MICHEL, Rob 1) : a, vue externe ; b,  $M_2$  et  $M_3$ , vue occlusale ; c,  $M_2$  et  $M_3$ , vue externe. 2,  $P^4$  gauche (coll. MATHIS, Rbn 67), vue occlusale. 3,  $M^3$  gauche (coll. MATHIS, Rbn 69), vue occlusale. (Échelle = 1 mm.)

### *Denture supérieure*

La P<sup>4</sup> présente un volumineux paracône conique, suivi postérieurement d'un métacône bien plus réduit et mal dégagé de celui-ci. Le cingulum externe, rectiligne et bien net, se relève antérieurement pour rejoindre le parastyle et postérieurement le métastyle, situé dans l'alignement paracône-métacône et d'importance comparable à ce dernier sommet. Le protocône conique est bien développé, en position antéro-interne, entre deux conules nettement marqués. Ces trois cuspidés ménagent entre elles de petites vallées se déversant dans une dépression au pied du paracône (fig. 2).

La partie conservée de M<sup>2</sup> montre un paracône moins haut et moins volumineux que le métacône ; ces deux cuspidés, comprimées transversalement, ont des axes nettement divergents. La métacrista rectiligne fait avec l'axe paracône-métacône un angle de 110° environ ; elle est séparée du métacône par une échancrure. L'espace situé labialement au métacône est relativement important. Ce dernier caractère semble variable : sur la molaire isolée de la collection LAMAUD, le bord externe présente un net ectoflexus réduisant cet espace. En outre, le cingulum labial y est plus effacé.

M<sup>3</sup> se caractérise par la présence d'un important prolongement antéro-externe portant la paracrista épaisse, bulbeuse sur sa face postérieure et séparée du paracône par une entaille. Ce dernier sommet domine nettement le métacône réduit et situé à l'extrême bord postérieur de la dent, sans trace de métacrista. La partie linguale de la dent est étroite ; le protocône, placé antérieurement, est volumineux ; le paraconule, à égale distance du paracône et du protocône, est net ; le métaconule est plus réduit et proche du métacône. La protofossa allongée transversalement est ouverte postérieurement entre protocône et métaconule (fig. 3).

### DISCUSSION

La sous-famille des Proviverrinae renferme un certain nombre de genres éocènes primitifs de petite taille, tant européens qu'américains, pour lesquels, faute d'une révision générale correcte, les attributions génériques et les relations phylétiques restent confuses. Cependant, en ce qui concerne l'Éocène supérieur, la situation s'est un peu éclaircie après l'étude de B. LANGE-BADRÉ (1979, *o. c.*). Trois genres peuvent à priori être pressentis pour les spécimens qui nous occupent : *Cynohyaenodon* Filhol, *Prototomus* Cope, *Proviverra* Rüttimeyer.

*Cynohyaenodon* est le plus évolué, le plus engagé dans l'acquisition d'une denture coupante. Ce caractère, allié à une taille relativement importante, l'éloigne de nos échantillons.

Le genre *Proviverra* semble ne pas dépasser l'Éocène moyen. Il se distingue des spécimens de Robiac par un cachet plus primitif (trigonide particulièrement fermé sur les molaires inférieures, séparation plus grande des cônes externes sur les molaires supérieures).

Reste le genre *Prototomus* ; ainsi que le note B. LANGE-BADRÉ, il n'est pas certain que les espèces européennes *P. ? minor*, *P. ? bulbosus* et *P. torvidus* appartiennent au même genre que l'espèce-type américaine *P. viverrinus*. Néanmoins, la dénomination *Prototomus* ? peut être provisoirement conservée.

C'est avec l'espèce *Prototomus ? minor* (Filhol) que la comparaison se révèle la plus fructueuse. Le rapprochement avec des pièces des anciennes collections du Quercy, la man-

dibule Qu 8571 (Muséum de Paris) et le crâne Mo 14 (Musée de Montauban), fait apparaître un ensemble de caractères communs traduisant de manière évidente une proche parenté : ce sont en particulier la disposition relative des cuspides du trigonide et du talonide, l'aspect du paraconide en courte lame pour la denture inférieure, la forme générale de la  $P^4$  et des molaires supérieures, l'orientation de la métacrista sur ces dernières. On peut néanmoins relever quelques différences : la mandibule de Robiac est relativement plus haute et la taille des dents qu'elle porte dépasse les limites de variation des spécimens du Quercy étudiés par B. LANGE-BADRÉ (1979). La  $P_3$  de Robiac y est relativement plus large, plus massive ; le rapport longueur/largeur de cette dent reste cependant éloigné des valeurs qui caractérisent l'espèce *P. bulbosus*. De plus, au moins sur  $M_3$ , le talonide est moins réduit et présente un hypoconulide plus saillant. La  $P^4$  montre des conules mieux marqués ; enfin paracône et métacône semblent plus nettement séparés sur le fragment de molaire supérieure. Il est vrai que pour ces deux derniers caractères, il est difficile de comparer des spécimens dont les degrés d'usure sont différents.

Quelques-unes de ces différences (non-réduction du talonide de  $M_3$ , netteté des conules de  $P^4$ , séparation paracône-métacône sur  $M^2$ ) peuvent être interprétées comme des caractères primitifs en accord avec l'ancienneté de la faune de Robiac.

La différence de taille ne concerne que les dents portées par la mandibule qui n'est évidemment pas représentative de la population tout entière. Par ailleurs, les limites de variation indiquées par B. LANGE-BADRÉ ne portant que sur quelques unités, on peut raisonnablement penser que leur amplitude est en fait plus importante. Il est certes possible d'admettre qu'une diminution de taille caractérise l'évolution de la lignée mais une telle hypothèse demanderait à être confirmée par l'observation d'un nombre plus important de spécimens.

Les différences essentielles résideraient alors dans l'aspect plus massif de la  $P_3$  et la hauteur de la mandibule. Là encore, le nombre restreint d'échantillons disponibles dans les diverses populations ne permettant pas d'apprécier une éventuelle variabilité, il semble raisonnable de ne pas séparer les spécimens de Robiac de l'espèce quercynoise *Prototomus ? minor*.

TABLEAU 1. — Dimensions comparées des spécimens de *Prototomus ? minor* de Robiac et du Quercy.

		P. ? aff. minor de Robiac	P. ? minor du Quercy in Lange-Badré 1979; fig. G1-G4
Dents inférieures	$P_3$	L = 5,1 l = 2,2	3,5 ≤ L ≤ 4,5 1,7 ≤ l ≤ 2,0
	$M_2$	L = 5,0 l = 3,4	4,4 ≤ L ≤ 4,7 2,9 ≤ l ≤ 3,2
	$M_3$	L = 5,3 l = 3,6	4,7 ≤ L ≤ 4,8 3,0 ≤ l ≤ 3,2
Dents supérieures	$P^4$	L = 4,6 l = 4,1	4,4 ≤ L ≤ 4,8 3,7 ≤ l ≤ 4,4
	$M^3$	L = 6,7 l = 2,2	L = 6,2 l = 2,4

Genre **PARACYNHYAENODON** Martin, 1906

**Paracynhyaenodon** cf. *schlosseri* Martin, 1906

**MATÉRIEL ATTRIBUÉ :** Les mandibules gauche et droite d'un même individu dont les dents sont malheureusement très abîmées : seules sont conservés la canine droite, les parties externes des troisième et quatrième prémolaires à droite, de la troisième prémolaire à gauche, et le talonide de la M<sub>3</sub> gauche (coll. CARENCO). — Deux molaires inférieures (une droite, Rbn 446 et une gauche, Rbn 447 ; coll. MATHIS), probablement M<sub>2</sub>.

**DESCRIPTION**

Les mandibules sont peu élevées, assez massives dans leur partie antérieure. La hauteur de l'os dentaire est à peu près constante, égale à 15 mm sous la racine postérieure de M<sub>2</sub>, à 14 mm sous la racine antérieure de P<sub>3</sub>. La symphyse s'étend jusqu'à la verticale de P<sub>3</sub>. La fosse massétérine est profonde, limitée antérieurement par une crête osseuse subverticale. Les forams mentonniers sont situés sous les racines postérieures de P<sub>1</sub> et P<sub>3</sub>.

Les dents sont en série continue. L'émail des prémolaires conservées et de la canine est plissé ; cette dernière dent est un cône courbé, présentant une carène antéro-interne peu marquée. Toutes les prémolaires sont biradiculées, la racine antérieure de P<sub>1</sub> étant réduite. P<sub>3</sub> et P<sub>4</sub> sont hautes et assez larges, avec une ébauche de talonide sur P<sub>3</sub>, un court mais très net talonide sur P<sub>4</sub> surtout développé dans sa partie linguale et présentant deux cuspidés inégales. Sur ces deux dents, le cingulum externe est net et se relève antérieurement en un parastylide surtout marqué sur P<sub>4</sub>. Le talonide de la M<sub>3</sub> est réduit, occupant en longueur moins du tiers de la dent, moins large aussi que le trigonide ; il se présente comme un bassin bordé de trois volumineux tubercules, l'hypoconide ayant tendance à s'allonger en crête.

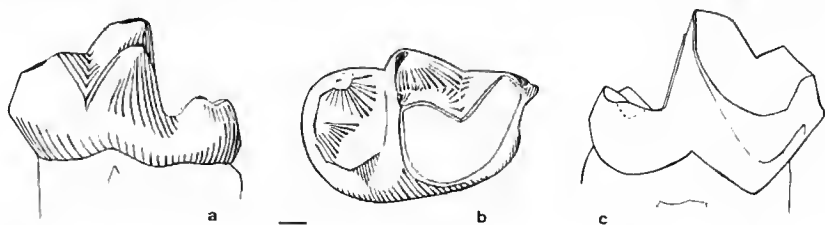


FIG. 4. — *Paracynhyaenodon* cf. *schlosseri* Martin ; M<sub>2</sub> droite (coll. MATHIS, Rbn 446) : a, vue interne ; b, vue occlusale ; c, vue externe. (Échelle = 1 mm.)

Les deux molaires inférieures isolées sont très semblables entre elles ; la mieux conservée (Rbn 446 ; fig. 4 a, b, c) fait l'objet de la description qui suit : le trigonide bien ouvert montre un paraconide ayant subi une nette rotation linguo-vestibulaire et un métaconide réduit. Sa face externe présente une surface d'usure étendue, entamant largement le protoconide et le paraconide. L'ectocingulum se relève vigoureusement à la base du paraconide.

Le talonide représente un peu plus du tiers de la longueur totale de la dent ; l'entoconide est la plus haute et la mieux individualisée des trois cuspides ; une échancrure la sépare de la base du métaconide. L'hypoconulide est en position médiane et l'hypoconide, du fait de l'usure, se présente comme une crête basse et émoussée.

## DISCUSSION

La comparaison avec des spécimens non datés des anciennes collections du Quercy (en particulier la mandibule Pq 60 de l'Université Saint-Charles de Marseille) montre que le talonide de la molaire inférieure décrite est un peu plus large ; l'hypoconulide se déverse dans le bassin du talonide avec une pente moins rapide et par conséquent comble davantage ce bassin. La mandibule de Robiac présente des prémolaires plus hautes et un talonide un peu mieux développé sur P<sub>4</sub>. Ces différences ne paraissent pas dépasser les limites de variations individuelles de l'unique espèce du genre *Paracynohyaenodon* qui est ainsi signalée pour la première fois hors du Quercy.

### *Dimensions relevées sur les mandibules* (coll. CARENCO)

Longueur P <sub>1</sub> -P <sub>4</sub>	26,5 mm
» M <sub>1</sub> -M <sub>3</sub>	23,5 mm
» P <sub>3</sub> gauche	6,9 mm
» P <sub>4</sub> droite	7,6 mm
» M <sub>1</sub> gauche	7,2 mm <sup>1</sup>
» M <sub>3</sub> gauche	7,6 mm <sup>1</sup>

### *Dimensions des molaires isolées* (coll. MATHIS)

	Rbn 446	Rbn 447
Longueur maximale	8,4 mm	7,9 mm
L. à la base de la couronne	7,6 mm	—
Largeur maximale	5,0 mm	4,8 mm

Sous-famille HYAENODONTINAE Lange-Badré, 1979

Genre **PAROXYAENA** Martin, 1906

**Paroxyaena** cf. **galliae** (Filhol, 1881)

MATÉRIEL ATTRIBUÉ : Une P<sup>3</sup> droite (coll. LAMAUD, Ro 4) ; L = 17,3, l = 10,7. — Une M<sub>2</sub> (?) droite (coll. LAMAUD, Ro 3) ; L = 23, l = 11,6.

## DESCRIPTION

La P<sup>3</sup> triradiculée présente comme chez l'espèce-type du genre, bien qu'un peu moins développé, un lobe interne portant un petit protocône et situé en regard de la moitié posté-

1. Mesures prises à la base de la couronne.

rière de la cuspside principale ; celle-ci, comprimée transversalement, est pincée en une crête qui rejoint antérieurement le cingulum formant un véritable rebord. Le bourrelet cingulaire est également particulièrement développé dans la partie postérieure de la dent où il se relève presque au niveau de la cuspside secondaire ; cette dernière, elle aussi comprimée transversalement, est beaucoup moins haute que le sommet principal dont elle est séparée par une échancrure.

Je rapporte à la même espèce une molaire inférieure ( $M_2$  ?) dont la taille est compatible avec celle du spécimen précédent et qui présente comme lui un émail ridulé. Cette dent se caractérise par l'absence de métaconide. Les deux sommets du trigonide sont quasiment alignés dans l'axe de la dent et se soudent en partie sur leur face linguale ; le protoconide, pincé antérieurement en une courte lame, domine le paraconide ; cette dernière cuspside a subi une rotation linguo-vestibulaire importante ; elle est également comprimée en une lame dont la direction fait avec celle du protoconide un angle de  $130^\circ$  environ. Un court et massif ectocingulum se redresse sur la face antéro-externe de la dent. Le talonide, dont la longueur représente environ le tiers de la longueur totale de la dent, montre une post-fosside profonde ouverte du côté interne. L'hypoconulide en position médiane domine un entoconide réduit dont il est mal séparé et un hypoconide qui s'étire en une crête s'abaissant jusqu'à la face postérieure du protoconide.

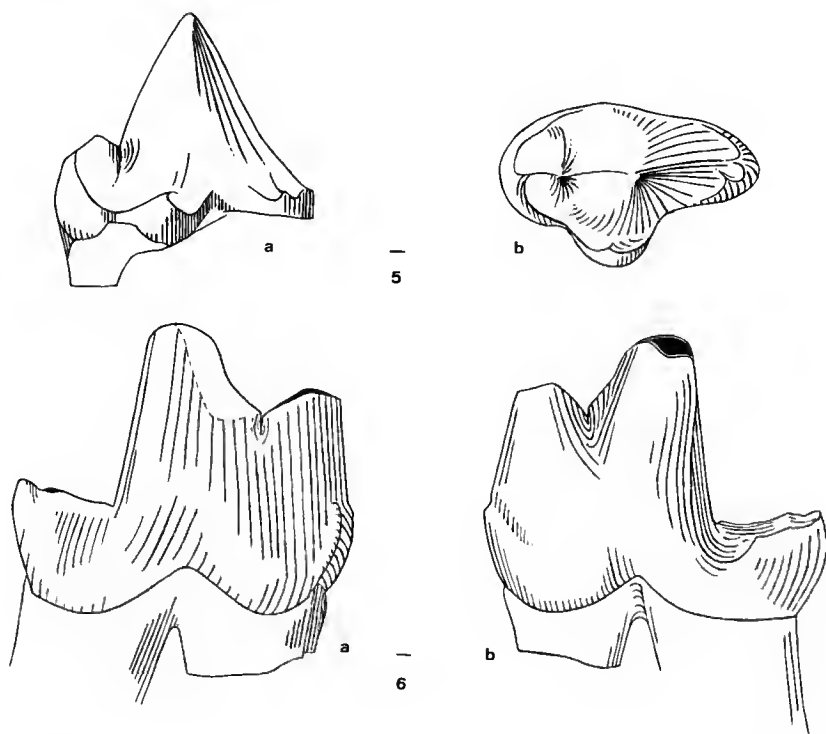


FIG. 5 et 6. — *Paraxyaena* cf. *galliae* (Filhol) : 5,  $P^1$  droite (coll. LAMAUD, Ro 4) : a, vue interne ; b, vue occlusale. 6,  $M_2$  droite (coll. LAMAUD, Ro 3) : a, vue externe ; b, vue interne. (Échelle = 1 mm.)

## DISCUSSION

Outre la moindre importance du lobe interne, la différence essentielle entre la  $P^3$  de Robiac et celle du maxillaire figuré par LANGE-BADRÉ (1979, pl. XV, fig. 1 ; pl. XVI, fig. 2) réside dans l'aspect nettement plus bulbeux, moins comprimé, de cette dernière. Néanmoins, la  $P^3$  est suffisamment caractéristique du genre pour que la dent décrite ci-dessus lui soit rapportée sans ambiguïté.

La molaire inférieure présente bien des affinités avec le type de l'espèce *Schizophagus dilatatus* décrit par LANGE-BADRÉ (1979 : 91) : absence de métaconide, orientation du paraconide, face linguale du protoconide et du métaconide alignées, aspect de la préfosside largement ouverte mais n'atteignant pas la base de la couronne. Le talonide me semble cependant un peu plus long sur la dent de Robiac. Il n'est d'ailleurs pas impossible que le genre *Schizophagus*, connu seulement par sa dentition inférieure, ne soit simplement synonyme du genre *Paroxyaena*, lui-même connu par sa seule dentition supérieure ; à l'appui de cette hypothèse on peut citer, outre les tailles compatibles, la brièveté de la série des prémolaires dans les deux genres avec absence de  $P_1$  chez *Schizophagus*, réduction de  $P^1$  « en voie de disparition » (LANGE-BADRÉ : 86) chez *Paroxyaena*. Quoiqu'il en soit, l'attribution de notre échantillon au genre *Paroxyaena*, si elle comporte une part d'incertitude, semble néanmoins raisonnable en l'absence d'espèce de taille et de morphologie comparables à laquelle on pourrait l'assimiler (voir addenda p. 326).

REMARQUE : On peut suggérer à titre d'hypothèse que la  $P_4$  de grande taille figurée par SUDRE sous le nom de *Hyaenodon* aff. *heberti* (SUDRE, 1969b ; fig. a, b, c) pourrait appartenir au même genre *Paroxyaena*. Cette dent correspond en tout cas tout à fait à la description de la  $P_4$  de *Schizophagus dilatatus* donnée par B. LANGE-BADRÉ (1979 : 91). Cette hypothèse, si elle se confirmait, constituerait un argument supplémentaire pour considérer comme synonymes les genres *Paroxyaena* et *Schizophagus*.

## Ordre CARNIVORA

Famille MIACIDAE Cope, 1880

Sous-famille MIACINAE Matthew, 1909

Genre **PARAMIACIS** n. gen.

Espèce-type par monotypie : *Paramiacis exilis* (Filhol, 1876).

DIAGNOSE : Miacinae de très petite taille (+) ; formule dentaire :  $\begin{smallmatrix} 3, 1, 4, 3 \\ 3, 1, 4, 3 \end{smallmatrix}$  ;  $P^4$  pouvant présenter un parastyle rudimentaire. Molaires supérieures à cingulum interne très développé, ceinturant la partie linguale de la dent (+) ; hypocône réduit ou absent ; paracône en position plus linguale que le métacône, au moins sur  $M^1$  et  $M^2$  ;  $M^3$  modérément réduite, allongée transversalement (+). Prémolaires inférieures relativement grêles dont la hauteur décroît lentement de  $P_4$  à  $P_1$  (+).  $M_1$  à trigonide

relativement peu élevé (+); talonide des molaires inférieures à peu près aussi long que le trigonide (+), en forme de bassin. Éocène supérieur d'Europe.

Les caractères suivis de (+) différencient *Paramiacis* du genre *Miacis* Cope.

### **Paramiacis exilis (Filhol, 1876)**

#### SYNONYMIE

1876 — *Cynodictis exilis* Filhol, p. 139, fig. 97-101.

1888 — ? *Miacis exilis* (Filhol, 1876) : SCHLOSSER, p. 56.

1915 — *Miacis exilis* (Filhol, 1876) : TEILHARD DE CHARDIN p. 112-113, pl. 1, fig. 1, 2, 5, 6.

1964 — *Miacis exilis* (Filhol, 1876) : GUTH, p. 359-365, fig. 1, pl. XV-XVI.

1966 — *Miacis exilis* (Filhol, 1876) : DE BEAUMONT, p. 278-279, fig. 2.

DISTRIBUTION : Robiac ; Quercy (anciennes collections) ; La Bouffie ; Lavergne ; Le Bretou ; Gotsen-canal (?) (Marinésien-Ludien inférieur).

MATÉRIEL RÉCOLTÉ À ROBIAC : *Dents inférieures* : une P<sub>4</sub>, forme A (coll. CARENCO) ; une P<sub>2</sub>, forme B (coll. MATHIS, Rbn 405) ; une M<sub>2</sub>, forme A (coll. CARENCO, Rbn 771) ; une M<sub>2</sub>, forme B (coll. CARENCO, Rbn 770). — *Dents supérieures* : une canine, forme B ? (coll. MATHIS, Rbn 400) ; une P<sup>4</sup>, forme A (coll. MICHEL, Rob 2) ; trois M<sup>1</sup>, forme A (coll. CARENCO, Rbn 769, 775, 776) ; une M<sup>3</sup>, forme A (coll. MATHIS, Rbn 402) ; une M<sup>1</sup>, forme B (coll. LAMAUD, Ro 1).

DIMENSIONS : Voir tableau II.

#### I — LES FORMES EUROPÉENNES DE L'ÉOCÈNE SUPÉRIEUR RAPPORTÉES AU GENRE *Miacis* Cope ; ÉTAT DE LA QUESTION

Le genre *Miacis* fut créé en 1872 par COPE pour des spécimens du Bridger américain (espèce-type : *M. parvivorus*).

En 1888, SCHLOSSER sépare de *Cynodictis* « *Cynodictis* » *exilis* Filhol, des Phosphorites du Quercy, pour le rapprocher avec réserves du genre américain et en faire un « ? *Miacis* ».

En 1915, TEILHARD DE CHARDIN, dans son étude : « Les carnassiers des Phosphorites du Quercy », croit pouvoir être « plus affirmatif et supprimer le point d'interrogation ». Il parle de « ressemblance non altérée avec les formes du Bridger américain » (TEILHARD DE CHARDIN, 1915 : 113). Pour ce faire, il se fonde essentiellement sur l'étude de la dentition inférieure — six mandibules dont cinq conservées au Muséum de Paris — insistant plus particulièrement sur la taille réduite, l'aspect primitif de la carnassière avec un talonide creux bordé d'un long hypoconide tranchant.

La dentition supérieure n'est alors représentée que par un crâne très encroûté qui ne permet pas d'apprécier les caractères des molaires, ni même leur nombre.



TABLEAU II. — Dimensions des molaires de *Paramiacis exilis* (Filhol).

			ROBIAC	LE BRETOU	LA BOUFFIE	LAVERGNE
Dents supérieures	Forme A	M1/	6,7x4,2 Ca 775 6,5x4,0 Ca 776		7,1x4,2 Vi 2503	
		M3/	4,0x1,7 Ma 402			
	Forme B	M1/	5,0x2,7 La 1	4,8x3,0 Vi 2409	5,0x3,2 Vi 1229 4,9x3,2 Ma 877	4,9x3,1 Vi 2514 4,8x3,0 La 1
		M2/		4,5x2,2 Ma 1		
Dents inférieures	Forme A	M/1			4,8x2,9 Vi 510	4,8x3,3 La 2
		M/2	3,3x2,4 Ca 771		3,6x2,7 Ma 868	
	Forme B	M/1			3,9x2,5 Ma 879 3,6x2,6 Ma 880	3,8x2,4 Ma 878 3,8x2,5 Ma 881
		M/2	2,5x2,1 Ca 770	2,5x2,0 Vi 114 2,7x1,9 Vi 540	2,4x1,9 Vi 1235 2,5x1,8 Ma 876 2,3x1,5 Ma 887	

Ca : coll. Carency; La : coll. Lamaud; Ma : coll. Mathis; Vi : coll. Vidalenc.

Depuis lors, tous les auteurs suivent l'opinion de TEILHARD DE CHARDIN et assimilent les formes européennes au genre *Miacis*. En outre, TEILHARD DE CHARDIN distingue, au sein de l'espèce *M. exilis*, deux formes A et B différant par leur taille (forme A : taille relativement grande ; forme B : très petite taille) et par divers critères morphologiques.

Le bien-fondé de cette subdivision est réfuté par GUTH qui affirme que « les différences présentées par les mandibules ne paraissent pas dépasser les limites de variations individuelles. » Dans le même travail, cet auteur, qui dispose de la dentition supérieure du crâne entre temps dégagée, rapproche les spécimens du Quercy de l'espèce américaine *Miacis medius*, du Washakie inférieur, tout en notant la différence de taille (GUTH, 1964 : 364).

En 1965, à propos d'une forme du Geiseltal, VAN VALEN est amené à citer l'espèce *Miacis exilis* ; il note que la M<sub>1</sub> inférieure diffère de celle des espèces américaines par son trigonide plus bas et son talonide plus important (VAN VALEN, 1965 : 657).

En 1966, DE BEAUMONT attribue avec quelque doute à l'espèce *M. exilis* un fragment de mandibule provenant du gisement du canal de Gösgen ; il admet avec réserve l'attribution

au genre *Miacis* de l'espèce *exilis*, au moins provisoirement, en attendant la révision des Miacidae américains par G. T. MAC INTYRE (DE BEAUMONT, 1966 : 280). A ma connaissance, cette révision dont la première partie est parue en 1966, n'a pas été poursuivie.

Outre la détermination spécifique des pièces recueillies à Robiac, deux problèmes seront pris en considération dans ce travail :

— y a-t-il lieu de distinguer, au sein des populations européennes de l'Éocène supérieur qui nous occupent, deux formes A et B, ainsi que le préconise TEILHARD DE CHARDIN, et contrairement à l'avis de GUTH ?

— les spécimens européens (essentiellement Phosphorites du Quercy et Robiac) peuvent-ils être assimilés au genre *Miacis* Cope ?

## II — LES FORMES A ET B DE TEILHARD DE CHARDIN

J'ai eu l'occasion d'observer les mandibules étudiées et figurées par TEILHARD DE CHARDIN, conservées au Muséum de Paris et à Montauban, ainsi que la mandibule autrefois associée au crâne et maintenant dégagée de celui-ci.

Mes propres recherches sur les gisements de La Bouffie et du Bretou (Quercy) m'ont fourni quatre fragments de mandibules dont une presque entièrement édentée, ainsi que plusieurs dents isolées que je rapporte à l'espèce *exilis*. En outre, la collection VIDALENC contient divers spécimens de la même espèce provenant de La Bouffie, Le Bretou et Lavergne, dont un fragment de mandibule de ce dernier gisement sur laquelle sont conservés M<sub>2</sub> et le talonide de M<sub>1</sub> (Lav 229). Enfin, la collection COLLIER renferme une très belle mandibule trouvée à Lavergne et portant la canine et la série P<sub>2</sub>-M<sub>2</sub>.

On ne peut manquer d'être frappé par la nette différence de taille présentée entre eux par ces spécimens ; la question se pose alors de savoir si une telle diversité résulte simplement de la variabilité individuelle ou reflète l'existence de deux formes bien tranchées. Malgré le nombre réduit d'échantillons disponibles, j'ai relevé sur chacune des pièces figurées par TEILHARD DE CHARDIN, ainsi que sur tous les spécimens le permettant, la longueur P<sub>4</sub>-M<sub>2</sub> ; les résultats sont les suivants :

TEILHARD DE CHARDIN : page 112 fig. 2A : 11,7 mm ; fig. 2B (type) : 9,0 mm ; fig. 2C : 9,0 mm ; planche I fig. 2 : 9,3 mm ; fig. 5 : 12,0 mm.

Mandibule autrefois associée au crâne : 10,3 mm.

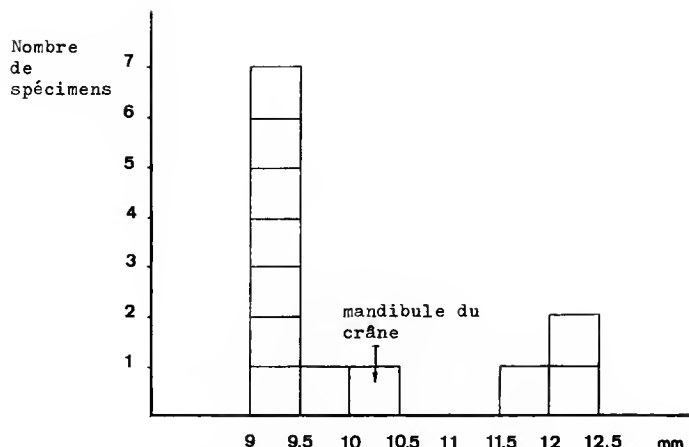
La Bouffie (coll. MATHIS) : LBF 165 : 12,3 mm ; LBF 166 : 9,2 mm ; LBF 888 : 9,1 mm.

Le Bretou (coll. MATHIS) : LBT 601 : 9,6 mm.

Lavergne (coll. VIDALENC) : Lav 229 : 9,3 mm.

Lavergne (coll. COLLIER) : 9,1 mm.

En regroupant ces résultats en classes, on obtient l'histogramme suivant :



Il se dessine nettement deux points de concentration qui semblent traduire l'existence de deux formes distinctes correspondant aux formes A et B de TEILHARD DE CHARDIN. Cependant, contrairement à l'opinion de cet auteur qui ne disposait, il est vrai, que d'une pièce mal dégagée, le crâne et sa mandibule devraient alors se ranger dans la forme B.

Outre le critère de taille, TEILHARD DE CHARDIN justifiait la séparation des deux formes en citant un certain nombre d'arguments morphologiques qui ont été avec raison réfutés par GUTH (1964) ; il n'est cependant pas interdit d'en rechercher d'autres : on peut ainsi noter que les pièces de grande taille (forme A) présentent sur  $M_1$  et surtout sur  $M_2$  des reliefs moins marqués, des cuspides plus émoussés, sans que le degré d'usure puisse être systématiquement invoqué. TEILHARD DE CHARDIN note par ailleurs que le paraconide de  $M_2$  est « coupant et peu élevé » chez la forme A, « piquant » chez la forme B. De plus, le métaconide de cette dent s'étale souvent chez la grande forme, plus largement à sa base, empiétant sur la partie antéro-interne du talonide en donnant l'illusion que ce dernier est relativement réduit. Ces caractères donnent à la  $M_2$  un aspect massif qui avait amené TEILHARD DE CHARDIN à qualifier à tort cette dent de « courte, presque carrée ». On notera encore que le cingulum de toutes les dents inférieures de la forme B est toujours mieux développé que sur celles de la forme A.

Si on admet que le crâne du Muséum de Paris appartient bien à la forme B, ainsi que la molaire supérieure de Robiac de la collection LAMAUD qui serait alors une  $M^1$  (voir plus loin), les deux formes se distinguent de plus par l'aspect de la partie interne des molaires supérieures, la forme A montrant un cingulum très développé, plus étalé et plus relevé. Ce critère, constamment corrélié à celui de la taille sur les diverses dents isolées du Quercy déjà citées, constitue en fait le caractère distinctif le plus net et permet d'attribuer sans ambiguïté les molaires supérieures à l'une ou l'autre forme. La forme B peut enfin, au moins sur  $M^1$ , présenter un petit hypocône.

TEILHARD DE CHARDIN, tout en notant que « les types A et B pourraient facilement passer pour des espèces différentes » (page 113), ne justifie pas cette non-séparation spécifique. La présence simultanée des deux formes est jusqu'à présent vérifiée dans tous les gisements ayant livré cette espèce de manière certaine ; on peut donc, au moins provisoirement,

maintenir ce point de vue en invoquant par exemple un dimorphisme sexuel. Notons que si une séparation spécifique devait intervenir, le nom d'espèce *exilis* devrait être réservé à la forme B, le type de Filhol étant de petite taille.

### III — MATÉRIEL DE ROBIAC

#### DESCRIPTION

##### *Dents inférieures*

La P<sub>2</sub> de la forme B est une dent simple, effilée, dont la pointe principale se projette vers l'avant. Le cingulum, effacé dans la région médiane, se relève postérieurement en un net bourrelet, et forme dans la partie antéro-interne de la dent un petit éperon.

La P<sub>4</sub> de la forme A est relativement plus haute, plus massive ; le sommet principal y est en position plus centrale.

Le trigonide de la M<sub>2</sub> de grande taille (fig. 7) est plus large que le talonide ; il présente trois cuspidés basses, de hauteurs subégales. Du protoconide se détachent deux crêtes transverses formant un « U » peu ouvert. Le paraconide est à peine moins haut que le métaconide, lequel, très étalé à sa base, empiète postérieurement sur le bassin du talonide. Celui-ci est bordé d'une arête continue sur laquelle on distingue mal les cuspidés, la plus nette étant l'hypoconide. Le cingulum est présent à la base du protoconide : particulièrement développé antérieurement, il s'efface légèrement dans sa partie la plus externe ; il disparaît en arrière, à la verticale de l'hypoconide. En vue occlusale, l'angle postéro-interne du talonide apparaît tronqué.

Sur la M<sub>2</sub> de petite taille, au contraire, le talonide est sub-rectangulaire ; l'angle postéro-interne est occupé par un volumineux entoconide, comblant en partie le bassin du talonide. La base du métaconide est ici plus « normale » et n'empiète pas sur le talonide ; le cingulum externe est un peu mieux développé que sur la dent précédente (fig. 8).

Les quelques M<sub>2</sub> de petite taille provenant du Quercy présentent en général, comme sur la M<sub>2</sub> de la forme A, un angle postéro-interne tronqué en vue occlusale ; mais ce caractère semble néanmoins variable : l'entoconide est par exemple assez développé sur un spécimen de La Bouffie (coll. MATHIS, LBF 876). Il ne m'a donc pas paru utile de séparer la petite M<sub>2</sub> de Robiac de l'espèce *exilis* sur cet unique caractère (fig. 9 et 10).

##### *Dents supérieures*

La canine, comprimée transversalement, est carénée sur sa face interne.

La M<sup>1</sup> est représentée par trois spécimens à peu près complets de la forme A. Le mieux conservé (fig. 12) a son paracône brisé ; celui-ci devait être nettement plus important que le métacone, et situé en position plus interne. Ces deux sommets coniques sont parcourus antéro-postérieurement par une légère carène qui, en arrière, rejoint directement le cingulum ; antérieurement, une échancrure la sépare nettement de la paracrista renflée, laquelle est elle-même disjointe d'un vigoureux repli du cingulum formant l'angle antéro-externe de la dent. En vue occlusale, la région parastylaire se projette vers l'avant. Le bord externe de la dent, souligné d'un cingulum bien marqué, est presque rectiligne.

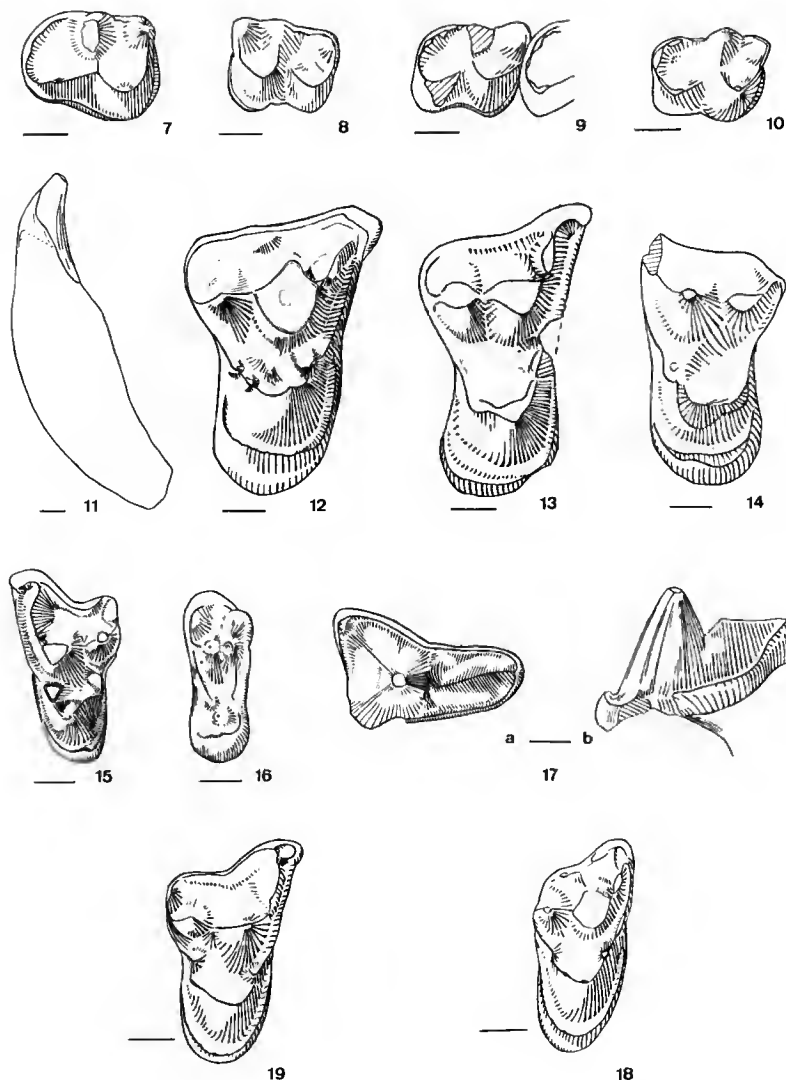


FIG. 7-19. — *Paramiacis exilis* (Filhol) : 7, M<sub>2</sub> droite, forme A (coll. CARENCO, Rbn 771), vue occlusale ; 8, M<sub>2</sub> gauche, forme B (coll. CARENCO, Rbn 770), vue occlusale ; 9, M<sub>2</sub> droite, forme B (La Bouffie, coll. MATHIS, LBF 166), vue occlusale ; 10, M<sub>2</sub> droite, forme B (La Bouffie, coll. MATHIS, LBF 876), vue occlusale ; 11, canine supérieure gauche, forme A (coll. MATHIS, Rbn 400), vue interne ; 12, M<sup>1</sup> droite, forme A (coll. CARENCO, Rbn 776), vue occlusale ; 13, M<sup>1</sup> droite, forme A (coll. CARENCO, Rbn 775), vue occlusale ; 14, M<sup>1</sup> (ou M<sup>2</sup>) gauche, forme A (coll. CARENCO, Rbn 769), vue occlusale ; 15, M<sup>1</sup> gauche, forme B (coll. LAMAUD, Ro 1), vue occlusale ; 16, M<sup>1</sup> gauche, forme A (coll. MATHIS, Rbn 402), vue occlusale ; 17, P<sup>1</sup> gauche, forme A (coll. MICHEL, Rob 2) : a, vue occlusale, b, vue interne ; 18, M<sup>2</sup> droite, forme B (Le Bretou, coll. MATHIS ; LBT 1), vue occlusale ; 19, M<sup>1</sup> droite, forme B (La Bouffie, coll. MATHIS, LBF 877), vue occlusale. (Échelle = 1 mm.).

Le protocône affecte la forme d'un « V » et on distingue sur les deux branches du trigone, outre un volumineux paraconule et un net métaconule, une série de cuspidés accessoires dont une, jouxtant le métaconule, est d'importance comparable à celui-ci.

La dent se caractérise enfin et surtout par la présence d'un cingulum interne particulièrement développé, arrondi, se relevant vigoureusement. Sur sa crête, on note une série de très petits denticules mais pas d'hypocône. Ce cingulum s'amincit le long des faces antérieures et postérieures.

Un deuxième spécimen (fig. 13) montre un bec parastylaire plus fin, davantage projeté vers l'extérieur. La paracrista rejoint directement le cingulum externe.

La molaire supérieure de la collection LAMAUD (fig. 15) pourrait par sa taille être interprétée comme une  $M^2$  de la forme A ou une  $M^1$  de la forme B ; plus nettement triangulaire et plus petite que les  $M^1$  précédemment décrites, elle est néanmoins assez semblable à celles-ci. Le bec parastylaire se projette davantage vers l'extérieur que vers l'avant ; l'angle postéro-externe est lui aussi quelque peu saillant vers l'extérieur : il en résulte la formation d'un ectoflexus assez net. La paracrista rejoint le cingulum externe.

Le paraconule est brisé mais devait être bien développé ; le métaconule est très net ; deux petites crêtes en sont issues : l'une, antérieure, va buter contre la base des cônes externes, en contrebas de la vallée séparant paracône et métacône ; l'autre, plus longue, va se confondre progressivement avec le cingulum postérieur.

Le protocône, croissantiforme, est en position avancée ; les deux branches du trigone sont dissymétriques, la postérieure obliquant brusquement pour rejoindre le métaconule.

La partie interne de la dent est moins arrondie, plus étroite que sur les dents précédentes. Le cingulum y est moins développé et moins relevé ; il porte lingualemment un petit hypocône.

La netteté des conules, l'aspect du cingulum interne, la ressemblance marquée de cette dent avec la  $M^1$  du crâne des anciennes collections du Quercy m'incitent à interpréter cette dent comme une  $M^1$  de la forme de petite taille.

L'unique  $M^3$  récoltée (fig. 16) est un peu usée ; elle appartient à la forme A. Sa forme générale est assez différente de celle des dents précédentes : allongées transversalement, ses bords antérieur et postérieur sont grossièrement parallèles, bien que légèrement concaves. Les contours de la dent sont moins anguleux, la région parastylaire est arrondie, globuleuse. Métacône et paracône sont plus rapprochés et d'importance comparable. La base du métacône occupe toute la partie postéro-externe de la dent. Malgré l'usure, le paraconule est encore discernable ; il n'est pas relié au protocône. Comme sur les  $M^1$  de la forme A, le cingulum interne est très développé et vigoureusement relevé. On peut enfin noter la présence de trois racines distinctes, l'interne étant allongée transversalement.

$P^4$  est représentée par un seul échantillon appartenant à la forme A (fig. 17) dont le protocône est brisé. Le cingulum continu entoure toute la base de la couronne. L'angle antéro-externe est légèrement saillant et porte un petit parastyle.

## DISCUSSION

Il a déjà été noté la ressemblance marquée de la  $M^1$  de la collection LAMAUD avec la dent correspondante du crâne figuré par TEILHARD DE CHARDIN. L'observation des divers

spécimens précédemment cités (anciennes collections du Quercy, collections COLLIER, LAMAUD, MATHIS, VIDALENC) fait apparaître à l'intérieur de chacune des deux formes A et B un ensemble très homogène dans ses caractères morphologiques, auquel s'intègrent sans difficultés les échantillons de Robiac. Il ne m'a pas été possible en tout cas de mettre en évidence des critères convaincants permettant de séparer les pièces de Robiac des autres populations, pas plus que je n'ai pu dégager de tendances évolutives nettes chez l'une ou l'autre forme. Tout au plus peut-on noter :

— que la  $P^4$  (forme A) de Robiac présente un petit parastyle qui n'existe ni sur deux  $P^4$  provenant de La Bouffie (LBF 864, coll. MATHIS), ni sur la  $P^4$  du crâne du Muséum, toutes trois appartenant à la forme B ;

— que la  $M^1$  (forme B) de Robiac est légèrement plus étroite dans sa partie interne que les dents correspondantes de La Bouffie ;

— que la  $M_2$  (forme B) de la collection CARENCO présente un angle postéro-interne relativement développé, mais on a vu que ce caractère est sujet à variation.

Seul, un matériel plus abondant permettrait de préciser s'il y a là les manifestations de tendances évolutives. La présence du parastyle sur la  $P^4$  de Robiac pourrait d'ailleurs se révéler comme un nouveau critère de distinction des formes A et B. L'espèce apparaît en tout cas très stable durant toute cette période couvrant plusieurs niveaux-repère (Robiac à Perrière).

REMARQUE : Dans sa description de la dentition supérieure, GUTH affirme que la  $M^2$  ne présente pas de paraconule (o. c., p. 361) ; à vrai dire, la dent est assez usée et il est difficile de se prononcer en toute rigueur. Une  $M^2$  de la petite forme récoltée au Bretou (LBR 1, coll. MATHIS) montre, elle, de très nets conules (fig. 18).

#### IV — COMPARAISON DES FORMES EUROPÉENNES DE L'ÉOCÈNE SUPÉRIEUR ET DES ESPÈCES DU BRIDGER AMÉRICAIN APPARTENANT AU GENRE *Miacis* Cope

Les spécimens recueillis à Robiac et les nouvelles pièces provenant du Quercy, bien que souvent fragmentaires, permettent de compléter et préciser la connaissance très partielle des formes européennes. Ces nouvelles données autorisent une meilleure approche des rapports et différences entre espèces des deux continents. Cette comparaison s'appuie, outre l'observation directe des populations de Robiac et du Quercy, essentiellement sur les figures publiées par TEILHARD DE CHARDIN (1915) et MATTHEW (1909).

La taille constitue une première et importante différence entre spécimens européens et américains : chez la plus petite forme du Bridger (qui est aussi la plus ancienne), *Miacis parvivorus*, la longueur  $P_1-M_3$  varie de 27 à 30 mm. La même dimension n'atteint que 24,5 mm chez la forme A, la plus grande des formes européennes (19 mm pour la forme B). L'espèce américaine *Miacis medius*, qui nous intéressera plus particulièrement, est considérablement plus grosse encore (longueur  $P_1-M_3 = 38$  mm).

Ainsi que l'a noté VAN VALEN (1965, o. c., p. 657), les espèces américaines sont remarquables par la hauteur importante des sommets du trigonide et la longueur réduite du talo-

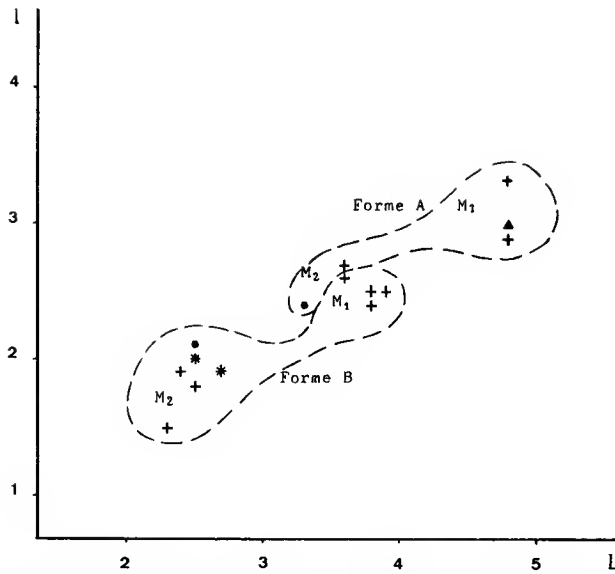


FIG. 20. — Graphique de dispersion des molaires inférieures de *Paramiacis exilis*. ● : Robiac ; \* : Le Bretou ; + : La Bouffie ; ▲ : Lavergne.

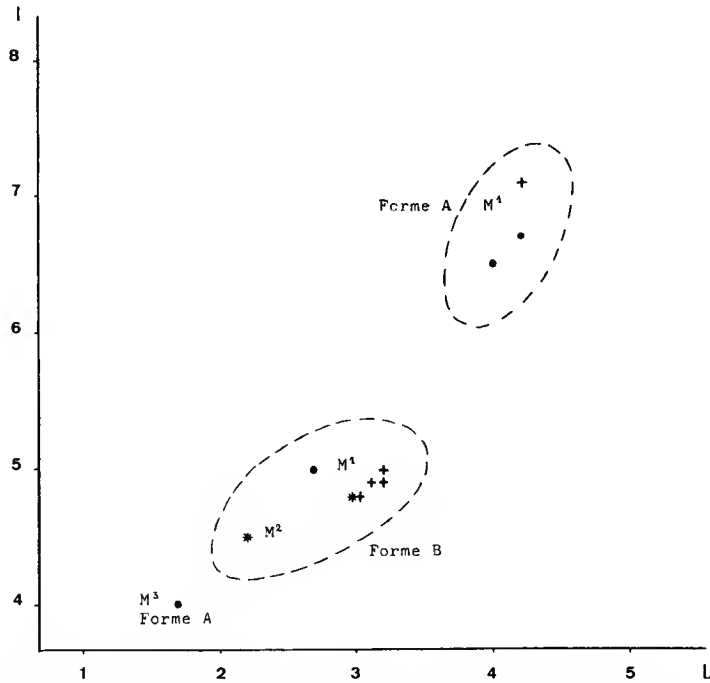


FIG. 21. — Graphique de dispersion des molaires supérieures de *Paramiacis exilis*. ● : Robiac ; \* : Le Bretou ; + : La Bouffie.



nide sur  $M_1$ . J'ai essayé d'appréhender ce double caractère de manière simple par le calcul du quotient :

$$k = \frac{\text{hauteur du protoconide}}{\text{longueur totale de la dent}}$$

(La hauteur du protoconide est mesurée du point le plus élevé de la base de la couronne au sommet de la cuspidé.)

Les résultats sont les suivants :

— spécimens européens figurés par TEILHARD DE CHARDIN :

$$0,7 \leq k \leq 0,8$$

— spécimens américains figurés par MATTHEW : *M. parvivorus* :  $k = 1$  ; *M. hargeri* :  $k = 1$  ; *M. sylvestris* :  $k = 1,2$  ; *M. medius* :  $k = 1,15$ .

La réduction des dernières molaires supérieures et particulièrement de la  $M^3$  constitue une nette tendance évolutive au sein des représentants américains du genre *Miacis* : les espèces les plus récentes (Éocène moyen), regroupées dans le sous-genre *Harpalodon*, montrent ainsi une  $M^3$  réduite à l'état de vestige. A Robiac, l'unique  $M^3$  connue représente plus du quart de la surface de la plus grosse  $M^1$  récoltée (fraction obtenue par quadrillage de dessins à la même échelle). La figuration de l'espèce *Miacis medius*, où la réduction de  $M^3$  est la moins marquée, donne 1/5 comme résultat de ce même calcul ; de plus, l'allure générale de cette dent est assez différente, beaucoup moins allongée transversalement qu'à Robiac. Si on peut penser que la  $M^3$  présente probablement une assez forte variabilité dans chacune des deux populations, il semble néanmoins que, de ce point de vue, les espèces américaines aient atteint dès l'Éocène moyen un stade plus avancé que les formes plus récentes d'Europe.

Les molaires inférieures ( $M_2$  et surtout  $M_1$ ) de l'espèce *exilis* présentent en vue occlusale un talonide en forme de « boucle » tout à fait caractéristique, conséquence de l'effacement de l'angle postéro-interne et de l'orientation particulière de la crista obliqua qui rejoint la muraille postérieure du trigonide presque à la verticale du métaconide. Les espèces américaines ne présentent pas cette structure, autant qu'on puisse en juger sur les dessins de MATTHEW (1909, fig. 15).

C'est de l'espèce *Miacis medius* que, d'après GUTH, se rapproche le plus l'espèce quercynoise ; en fait, seules les deux premières molaires supérieures présentent une certaine similitude avec les spécimens européens, montrant en particulier un cingulum ceinturant complètement la partie interne de la dent. La  $P^4$  est en revanche assez différente, relativement importante avec le lobe du protocône très développé. Contrairement à celles de l'espèce européenne, les prémolaires inférieures, comme d'ailleurs sur toutes les formes américaines les plus récentes, semblent particulièrement robustes et décroissent rapidement de hauteur vers l'avant. La valeur de  $k$  déjà citée en fait en outre une espèce très spécialisée.

En conclusion, dès l'Éocène moyen, les espèces américaines du genre *Miacis* sont engagées dans un processus d'évolution principalement caractérisé par :

- une taille relativement importante ;
- un trigonide élevé et un talonide réduit sur la carnassière inférieure ;
- une réduction importante de la dernière molaire supérieure.

Ces divers caractères interdisent tout lien de parenté directe entre les populations des deux continents. De plus, la rupture des échanges fauniques entre l'Amérique et l'Europe dès la fin de l'Éocène inférieur oblige à rechercher un éventuel ancêtre commun antérieurement à cette époque ; cela implique pour les deux groupes une longue évolution séparée, orientée parfois dans des directions différentes et se déroulant en tout cas sur des rythmes différents. Cette évolution donne en Europe des formes relativement stables et moins spécialisées.

Ces arguments justifient à mon avis une séparation d'ordre générique entre les populations des deux continents ; je propose de regrouper les formes européennes de l'Éocène supérieur dans le genre *Paramiacis* n.g.

### CONCLUSION GÉNÉRALE

Trois espèces de Créodontes et une espèce de Carnivores complètent donc la liste des mammifères répertoriés à Robiac ; ces quatre espèces étaient essentiellement sinon exclusivement citées jusqu'à présent dans les Phosphorites du Quercy ; en outre leur distribution dans le temps reste mal connue : de ce point de vue, cette étude apporte quelques précisions non négligeables.

Ce sont, au moins pour *Prototomus* ? et *Paramiacis*, des formes rares dans l'Éocène supérieur, reliques de formes plus anciennes et qui ont conservé un certain nombre de caractères primitifs pouvant masquer leur identité en particulier vis-à-vis des faunes américaines.

Faute de populations nombreuses et bien étudiées, les relations de ces espèces avec les faunes de l'Éocène inférieur et moyen restent très floues ; le présent travail n'apporte évidemment aucun élément nouveau. Le nouveau nom de genre *Paramiacis* est réservé aux formes de l'Éocène supérieur dont il a été question dans cette étude ; il semble préférable de conserver le nom de *Miacis* pour les faunes européennes plus anciennes (*Miacis latouri*, par exemple).

Les spécimens recueillis à Robiac ont permis de préciser la description de la dentition supérieure de l'espèce *Paramiacis exilis* jusqu'ici très mal connue ; l'examen des molaires, en particulier, permet de confirmer l'existence de deux formes distinctes au sein de cette espèce, comme l'avait indiqué TEILHARD DE CHARDIN au seul vu de la dentition inférieure et essentiellement sur le critère de taille.

### Remerciements

Je remercie toutes les personnes qui m'ont aidé à réaliser ce travail : M. GINSBURG, sous-directeur au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, qui m'a permis l'accès à certaines pièces des collections dont il a la charge et qui a accepté de lire mon manuscrit ; Mme LANGE-BADRÉ qui m'a accueilli dans son laboratoire de l'Université Paris VI ; MM. SUDRE et GODINOT, de l'Université de Montpellier, qui m'ont prodigué de précieux conseils ; M. PHARISAT, de Besançon, qui m'a encouragé à entreprendre ce travail et m'a apporté l'aide matérielle indispensable.

Je remercie enfin les collectionneurs amateurs qui ont bien voulu me confier les spécimens qui

font l'objet de cette étude : Ph. CARENCO (résidence « les Arènes », Bât. B, rue Garibaldi, 13270 Fos-sur-Mer) ; P. LAMAUD (Chissey-sur-Loue, 39380 Mont-sous-Vaudrey) ; St. MICHEL (30 rue des Jardins, 54690 Lay-Saint-Christophe) ; D. VIDALENC (103 avenue de Toulouse, 31800 Saint-Gaudens).

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Complément à la bibliographie publiée par SUDRE (1969).

- GRAY, P. E., 1973. — Marsupialia, Insectivora, Primates, Creodonta and Carnivora from the Healdon beds (Upper Eocene) of Southern England. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Geology), **23** (1) : 1-102, 6 pl., 18 tab.
- CROCHET, J. Y., et al., 1981. — Les nouvelles faunes de vertébrés antérieures à la « Grande Coupure » découvertes dans les phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4<sup>e</sup> sér., **3**, sect. C, (3) : 245-260, 2 tabl.
- GARIMOND, S., J. A. REMY et J. SUDRE, 1975. — Nouvelles données sur le renouvellement des faunes de mammifères à l'Eocène supérieur, d'après les gisements de Fons (Gard). *Colloque int. Cent. natn. Rech. scient.*, n° 218, Paris, 1973 : 611-625, 7 fig., 3 tabl.
- GUTH, Ch., 1964. — A propos de *Miacis exilis* des phosphorites du Quercy. *Mammalia*, **28** : 359-365, 1 fig., 2 pl.
- HARTENBERGER, J.-L., 1970. — Les Mammifères d'Egerkingen et l'histoire des faunes de l'Eocène d'Europe. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **12** : 886-893, 7 pl.
- HARTENBERGER, J.-L., B. SIGÉ et J. SUDRE, 1974. — La plus ancienne faune de mammifères du Quercy : Le Brejou. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **6** (3-4) : 177-196, 8 fig.
- LANGE-BADRÉ, B., 1975. — Données récentes sur les Créodontes européens. *Colloques int. Cent. natn. Rech. scient.*, n° 218, Paris, 1973 : 3 fig.
- 1979. — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, nouvelle série, C, **42** : 1-250, 32 fig., 48 diag., 30 pl.
- MARTIN, R., 1906. — Revision der obereocenen und unteroligocenen Creodonten Europas. *Revue Suisse Zool.*, **14** : 405-600, 4 pl.
- MAC INTYRE, G. T., 1966. — The Miacidae (Mammalia, Carnivora) Part. 1 : The systematics of *Ictidopappus* and *Protictis*. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **131** (art. 2) : 119-209, 21 fig., 19 pl.
- MATTHEW, W. D., 1909. — The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, middle Eocene. *Mem. Am. Mus. nat. Hist.*, **9** (part. VI) : 293-564, 118 fig., 11 pl.
- MATTHEW, W. D., and W. GRANGER, 1915. — A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **34** : 4-103, 88 fig.
- QUINET, G. E., 1966. — Étude de la morphologie dentaire comparée des « Carnivores » de Dormaal. *Mém. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **158** : 64 p., 4 fig., 7 pl.
- RICH, Th. H. V., 1971. — Deltatheridia, Carnivora, and Condylarthra (Mammalia) of the Early Eocene, Paris, France. *Univ. Calif. Publ. geol. Sci.*, **88** : 72 p., 18 fig.
- SIGÉ, B., 1976. — Les Insectivores et Chiroptères du Paléogène moyen d'Europe dans l'histoire des faunes de mammifères de ce continent. *Paléobiologie continentale*, Montpellier, **7** (3) : 1-25.
- SUDRE, J., 1969a. — Les gisements de Robiac (Éocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. *Palaeovertebrata*, **2** (3) : 95-156, 21 fig.
- 1969b. — Acquisitions récentes pour la faune des Mammifères de Robiac (Éocène supérieur). 2<sup>e</sup> Réunion. Sc. Terre (Pont-à-Mousson : 22-26 avril 1974), p. 362.

- 1978. — Les Artiodactyles de l'Éocène moyen et supérieur d'Europe occidentale (systématique et évolution). *Mém. Trav. É.P.H.É.*, Inst. Montpellier, 7 : 1-229, 23 fig., 20 tabl. 33 pl.
- VAN VALEN, L., 1965. — Some European proviverrini (Mammalia, Deltatheridia). *Palaeontology*, 8 (part. 4) : 638-665, 6 fig., 2 tab.

#### ADDENDA

Un article [CROCHET *et al.*, 1983, Données nouvelles sur la faune mammalienne de Fons 6. *Géologie méditerranéenne*, 10 (1)], dont je n'ai eu connaissance que pendant la phase d'impression du présent travail, parvient à la même conclusion que moi-même quant à la synonymie des genres *Paraxyaena* et *Schizophagus*.

*Le Comité de rédaction du Bulletin du Muséum remercie les spécialistes qui ont bien voulu prêter leur concours pour le choix et l'examen critique des manuscrits reçus pour publication dans la section C au cours de l'année 1985 :*

- J. BLOT, Institut de Paléontologie, UA 12 du CNRS, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.
- J. C. FISCHER, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.
- J. C. GALL, Laboratoire de Géologie et de Paléontologie, 2, rue Blessig, 67000 Strasbourg.
- L. GINSBURG, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.
- D. GOUJET, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.
- S. HAZOUT, Laboratoire de Biostatistique, Université PARIS VI, place Jussieu, 75005 Paris.
- L. LECLAIRE, Laboratoire de Géologie, MNHN, 43, rue Buffon, 75005 Paris.
- J. P. LOREAU, Laboratoire de Géologie, MNHN, 43, rue Buffon, 75005 Paris.
- C. POPLIN, Institut de Paléontologie, UA 12 du CNRS, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.
- D. RUSSELL, Institut de Paléontologie, UA 12 du CNRS, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.
- P. TAQUET, Institut de Paléontologie, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.
- S. WENZ, Institut de Paléontologie, UA 12 du CNRS, MNHN, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

*Achevé d'imprimer le 28 mars 1986.*

*Le Bulletin du 3<sup>e</sup> trimestre de l'année 1985 a été diffusé le 15 janvier 1986.*

IMPRIMERIE NATIONALE

---

5 564 001 5

### Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numérotter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du *Bulletin* : 14,5 cm x 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

*Tirés à part* : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

---

### MEMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

*Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4').*

#### *Dernières parutions dans la série C*

- T. 41 — GARDAST (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Ctenothrissitoïdés et des Pattersonichthysitoïdés (Poissons Téléostéens) du Cénozoïque du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.
- T. 42 — LANGUE-BADRE (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.
- T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.
- T. 44 — GAYET (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénozoïques du Liban anciennement placés dans les Acanthopterygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.
- T. 45 — LAURIAU-RAGU (Agnes). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.
- I. 46 — FROUIN (Francis). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'Océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.
- I. 47 — LORANT (Jean-Paul). — Sédiments argentières et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.
- I. 48 — LAURIAU-RAGU (Agnes). — Les Astartidae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.
- I. 49 — Colloque sur le Furomien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.
- I. 50 — ROUCHY (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p., 72 fig., 18 pl.

*Ouvrages disponibles au Service de vente des Publications du Muséum,  
38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris*

